VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНАМ АНТРОПОГЕНА СССР

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том XLIX

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНАМ АНТРОПОГЕНА СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД 1971

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
академик *Б. Е. Быховский*

Редакционная коллегия:
М. Н. Дубинина, *А. И. Иванов*, *И. М. Лихарев*, *В. А. Заславский*,
А. Н. Световидов, *М. Е. Тер-Минасян*

Редактор тома *Н. К. Верещагин*

2-10-1; 2-10-7
404-71 (I)

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1948 г. при Зоологическом институте АН СССР был создан Комитет по изучению мамонтов и мамонтовой фауны под председательством ныне покойного акад. Е. Н. Павловского. По мысли его организаторов, «Мамонтовый комитет» должен был объединять и координировать исследования по фаунам четвертичного периода — антропогена на территории СССР. Комитет организовал в 1949 г. раскопку найденного геологической партией скелета мамонта на Таймырском полуострове с привлечением к делу зоологов (проф. Л. А. Портенко), ботаников (проф. Б. А. Тихомиров), геологов (проф. А. И. Попов). Последующее изучение скелета, доставленного в Зоологический музей в Ленинграде, было осуществлено проф. В. Б. Дубининым и В. Е. Гаруттом. Тем самым было доказано, что при достаточно энергичных усилиях ценнейшие находки скелетов и целых трупов животных ледниковых и межледниковых эпох могут быть комплексно и успешно освоены квалифицированными научными силами.

Сознавая, что дальнейшее развитие зоогеографии, систематики и истории формирования фаун немыслимо без получения конкретных палеонтологических данных, руководство Зоологического института стремилось поддерживать палеонтологические исследования и вообще исторический подход в фаунологических исследованиях, начало которому было столь блестяще положено еще в прошлом столетии акад. И. Ф. Брандтом. В области териологии палеонтологические исследования далее велись преимущественно отделением остеологии. Кроме самостоятельных поисков и разведок в долинах рек Русской равнины, на Кавказском перешейке, Жигулевской возвышенности и на Урале, Н. К. Верещагиным и И. М. Громовым была осуществлена широкая кооперация с геологами и археологами. Такие связи наук возникали и раньше, в 20-х годах нашего столетия, при чл.-корр. АН СССР проф. А. А. Бялыницком-Бируле и В. И. Громовой.

В 40-е и 50-е годы коллекционные фонды института быстро пополнялись весьма фрагментарными, но обильными костными материалами от геологоразведочных партий, особенно с участков строительства гидроэлектростанций и из археологических раскопок палеолитических стоянок и позднейших поселений. Определения видового состава и относительного возраста костных материалов проводились зоологами института незамедлительно, содействуя тем самым стратиграфической разработке опорных геологических разрезов и познанию условий существования и «хозяйства» первобытных племен. Все послевоенные годы сотрудники Зоологического института Н. К. Верещагин, В. Е. Гарутт, И. Е. Кузьмина оказывали также действенную помощь областным и районным краеведческим музеям в определении, обработке и экспозиционной постановке палеонтологических образцов, нередко лежавших многие

годы в фондах без определения и применения. Оказывалась помощь и по линии повышения квалификации местных специалистов-краеведов.

Между тем положение с накоплением, хранением и обработкой палеонтологических материалов, а также публикацией их остается далеким от совершенства даже в центральных научных учреждениях. Многие археологические и палеонтологические памятники, костеносные линзы, «великие кладбища» за последние годы скрылись под толщами вод грандиозных водохранилищ в долинах рек, перегороженных плотинами, и поступление новых материалов отсюда исключено. Необходимо, однако, обработать и уже добытое — сделать его доступным отечественным и зарубежным зоологам-палеонтологам.

Данный сборник — это второй выпуск «Материалов по фаунам антропогена» (первый см.: Тр. Зоологического института, 1957, т. XXII). Здесь дается преимущественно описание ряда малоизвестных палеонтологических коллекций с позднего (верхнего) плиоцена — хапровского териокомплекса до позднего (верхнего) плейстоцена — верхнепалеолитического комплекса. Степень полноты разработки тем, затронутых в данном сборнике, неодинакова. Кратки и в значительной степени предварительны сообщения о позднеплиоценовой (виллафранкской) фауне эпохи отложения гравийно-песчаных толщ Приазовья (Ливенцовский карьер — статья В. С. Байгушевой) и раннеплейстоценовой фауне древних лиманов Днестра (карьеры Тирасполя — статья Н. К. Верещагина и А. И. Давид). Более подробны материалы по позднеплейстоценовой фауне Северного Урала (Медвежья и другие пещеры — статья И. Е. Кузьминой). Много новых морфологических и зоогеографических фактов сообщается о пещерных львах Голарктики (статья Н. К. Верещагина). В следующем очередном сборнике по фаунам антропогена намечается публикация статей методологического характера и по общим вопросам эволюции фауны четвертичного периода, а также описание материалов из пещер Крыма и позднепалеолитических стоянок Русской равнины.

Академик *Б. Е. Быховский*

В. С. Байгушева

ИСКОПАЕМАЯ ТЕРИОФАУНА ЛИВЕНЦОВСКОГО КАРЬЕРА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЕ ПРИАЗОВЬЕ)

Введение 5
Геологическая характеристика хапровских песков . 5
Тафономическая характеристика Ливенцовского местонахождения 6
Систематический обзор материалов 10
Заключение 26
Литература 27

ВВЕДЕНИЕ

Впервые костные остатки, встреченные в плиоценовых отложениях Приазовья, стал изучать Н. А. Соколов (1903). Его последователь В. В. Богачев уделил ископаемым позвоночным большое внимание, указал ряд их местонахождений и описал некоторые остатки (Богачев, 1923—1924). Однако только в результате исследований В. И. Громова в карьерах у Хапров, Морской и Таганрога была собрана крупная коллекция костей ископаемых животных и установлен позднеплиоценовый фаунистический комплекс млекопитающих, названный им хапровским. Последний был известен до сих пор в виде списка (Громов, 1948). Из этих сборов описаны только остатки лошади (Громова, 1949). Большинство костных находок, принадлежащих АН СССР и местным музеям, по обстоятельствам военного времени были утрачены.

В настоящее время коллекция Ростовского краеведческого музея, заново собранная автором в Ливенцовском карьере, наиболее крупная в СССР по хапровской фауне млекопитающих. В литературе она известна пока также по краткому описанию (Янькова, 1959) и спискам (Верещагин, 1959; Алексеева, 1961а; Байгушева, 1964).

Исключением являются остатки слона, описанные в ряде статей (Гарутт и Алексеева, 1964; Дуброво, 1964; Дуброво и Байгушева, 1964; Алексеева и Гарутт, 1965).

В этой работе впервые дается краткая характеристика всех групп крупных млекопитающих из Ливенцовского местонахождения.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХАПРОВСКИХ ПЕСКОВ

Между устьем Дона и Таганрогским заливом распространены хапровские пески, обрезанные Азовским морем. Их мощность достигает 10—18 м. Они залегают под скифскими глинами и слагают наиболее высокую террасу северо-восточного Приазовья. Цоколь террасы, образованный морскими отложениями понтического, мэотического и сарматского воз-

раста, возвышается до 13—18 м над уровнем моря и постепенно снижается в юго-западном направлении.

Хапровская толща представляет собой типичный речной аллювий, сформированный в течение одного эрозионного цикла. Нижняя часть толщи сложена русловой фацией — косослоистыми грубыми и мелкозернистыми, частично разнозернистыми песками с конгломератами в основании; верхняя часть — пойменная фация — представлена горизонтальнослоистыми тонкими песками, алевритами, глинами (Родзянко, 1967). На север — в степи Донбасса — пески хапровского типа распространены на 50—60 км.

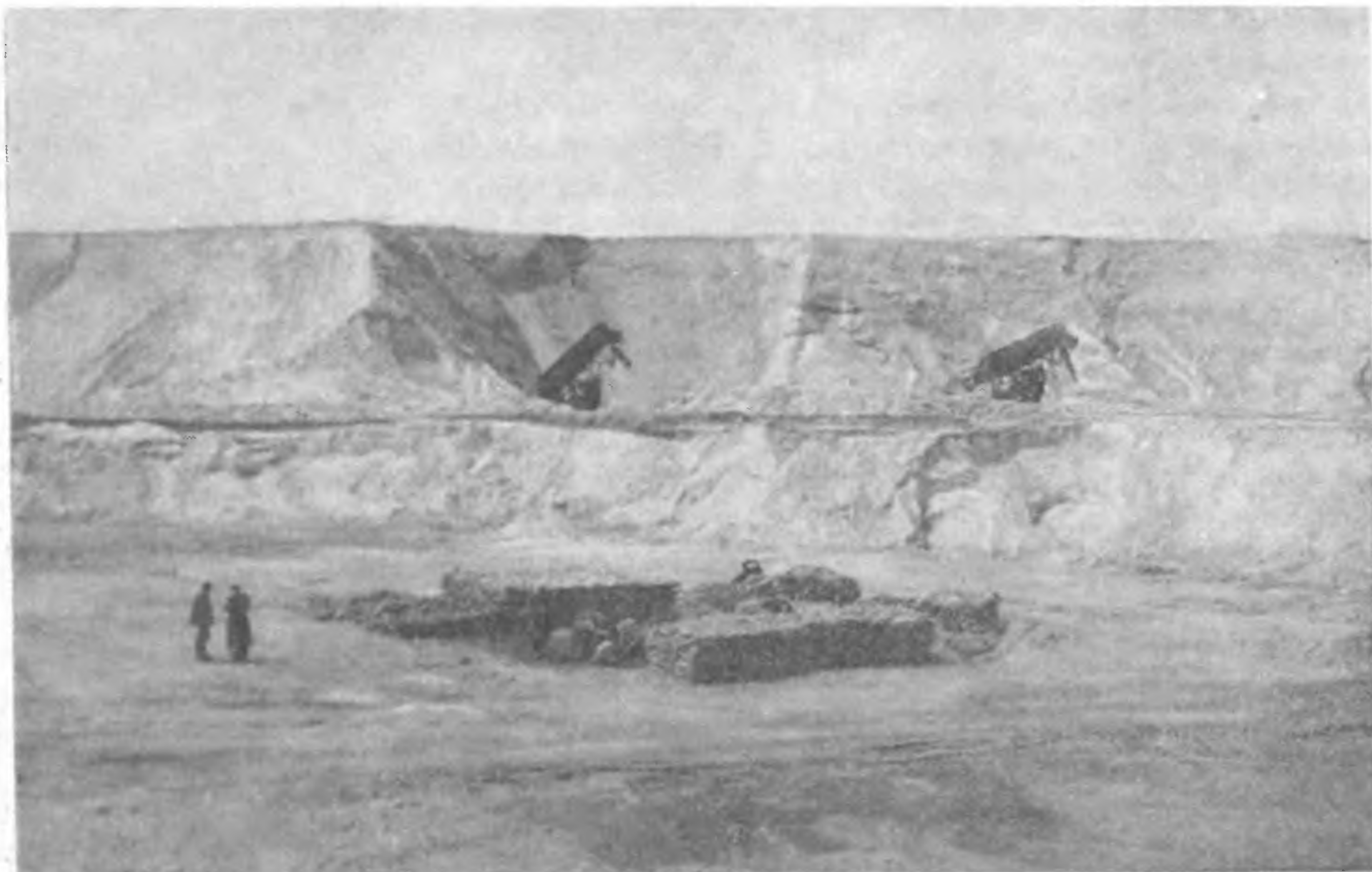


Рис. 1. Общий вид Ливенцовского песчаного карьера.
Фот. Н. К. Верещагина, 1954 г.

Многочисленные обнажения хапровских песков встречаются вдоль уступа террасы у г. Аксай, на западной окраине г. Ростова-на-Дону, в Ливенцовском карьере (рис. 1) и дальше на запад в Хапровском карьере, у ст. Морская и в ряде других пунктов. По данным Н. А. Лебедевой (1965), хапровские слои, постепенно снижаясь, прослеживаются до г. Бердянска, где они погружаются под уровень моря.

В пределах СССР хапровские пески отвечают акчагылу, что подтверждается главным образом на основании находок остатков млекопитающих хапровского комплекса в Краснодарском крае на р. Псекупс (I горизонт) совместно с акчагыльскими моллюсками (Лебедева и Попов, 1961).

ТАФОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИВЕНЦОВСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Органические остатки (кости крупных животных, щитки черепах, древесина, раковины моллюсков, копролиты и др.) встречаются преимущественно в нижних частях разреза, где в толще разнозернистых песков прослежены три прослойки конгломератов. Общая мощность костеносных отложений 8—10 м.

В верхних частях разреза остатки крупных форм встречаются крайне редко. За 10-летний период сборов здесь обнаружено 7 костей, принадлежащих страусу, слону и оленю. Все обнаруженные в слоях костные находки — трубчатые кости, лопатки, ребра, позвонки, бивни — были расположены только горизонтально, а черепа — зубами кверху.

Как правило, костные находки представлены разрозненными частями скелета — черепами без нижних челюстей, изолированными трубчатыми костями, ребрами, позвонками. Это объясняется относительно быстрой мацерацией утонувших трупов и разносом, расчленением скелетов в перемываемом аллювии. Однако в карьере обнаружены и некоторые части скелетов, захороненные в анатомическом порядке: череп с нижней челюстью, позвоночным столбом (до поясничных позвонков включительно), ребрами, грудиной, лопаткой, плечевой костью и предплечьем мелкого верблюда (Л-936); грудные позвонки слона (Л-84); ребра слона и тела позвонков (Л-542); поясничные позвонки слона (?) (Л-847, 848); левая и правая третья плюсна, третья, центральная, четвертая и пятая заплюсневые кости, эпифиз первой фаланги пальца лошади (Л-157); позвоночный столб от эпистрофея до поясничных позвонков, ребра, грудина оленя (?) (Л-1018).

В. И. Громов (1948) также упоминал о находках в хапровских песках более или менее значительных частей скелета, кости которых сохраняли анатомически правильное положение, например кости конечностей слонов.

В Ливенцовском карьере обнаружено несколько осевых черепов: слона Громова (Л-113), ливенцовской лошади (Л-4), кавказского эласмотерия (Л-257) и др. Среди сборов преобладают не изолированные зубы, а сомкнутые ряды зубов, сидящие в челюстях.

Среди находок Ливенцовского карьера встречены и копролиты, напоминающие конкреции. Один из них, судя по наличию мелких раздробленных косточек, принадлежал гиене. Находки копролитов в некоторой степени также свидетельствуют о том, что место захоронения находилось недалеко от места обитания животного. Аналогичная картина имелась, вероятно, в Таманском и Ахалкалакском местонахождениях, где кости консервировались близ мест гибели животных и где найдено много копролитов.

Большинство костных остатков Ливенцовки хорошей сохранности и мало окатаны, но в коллекции оказалось довольно много образцов со свежими поломами в результате работы экскаваторов. Некоторые кости имеют трещины, тусклую окраску и разломы, связанные с современным процессом выветривания на солнце и дожде после выброса на поверхность.

Степень фоссилизации большинства костных остатков Ливенцовского карьера одинакова. Все они вторично минерализованы, прочны, окрашены в светлый кремовый цвет, но в зависимости от количества дендритов приобретают серый оттенок. Органическое вещество замещено преимущественно силикатами и солями железа. Очень редки темно-серые и темно-коричневые кости с равномерной окраской и на поверхности, и на изломе (Л-852 и др.).

Крайне редко обнаруживались в Ливенцовском карьере остатки животных, которые отличались степенью фоссилизации вещества от характерных позднеплиоценовых форм. К ним относятся ребра и позвонки сарматских китообразных (Л-739, 1287), щитки сарматских и мэотических черепах родов *Testudo*, *Clemmys*, по-видимому, среднеплиоценовых оленей (Л-925, 992).

Эмаль зубов чаще всего хорошей сохранности и имеет серый цвет с голубоватым отливом. Встречены зубы с серо-коричневой эмалью. Ржавый и бурый налет создавался осаждением гидроокислов железа

и марганца. Гидроокислы окрашивали также сцементированные чехлы песчаника, которые часто покрывали кости, образуя более или менее мощные корки.

Гидроокислы железа вместе с песчаником создавали крепкий чехол также для растительных остатков. Довольно часто в карьере находят ожелезненные песчаниковые слепки стволов и ветвей деревьев и кустарников, заполненные рыжей крошащейся трухой от древесины. Определение видов растений такой сохранности не проводилось. На некоторых костях, покрытых ржавой коркой, сохранились в виде черточек следы тонких корней (Л-126, 200, 556, 755, 779).

Встречаются кости, покрытые светлыми «журавчиками», состоящими из сцементированных крупных зерен песка и имеющими сферическую форму. В северо-восточной части карьера сохранилась до настоящего времени небольшая прослойка, которая целиком заполнена такими конкрециями разной формы, чаще состоящими из двух или нескольких шариков.

Большинство костей имеет поверхностные повреждения в виде крупных и мелких «оспин», что является, вероятно, результатом химического и механического воздействия при переносе и консервации размокших костей.

Глубокие старые царапины отмечены на плечевой кости оленя (Л-535) и роге оленя (Л-568). Прижизненная деформация и сросшиеся поломы кости имеются на плечевой кости слона (Л-202), черепе оленя (Л-147), метаподиях лошадей (Л-286).

Поверхность некоторых костей и бивней, особенно у костей слонов. покрыта продолговато-изогнутыми углублениями. Н. К. Верещагин (1959) объяснял их как следы деятельности сверлящих или минирующих морских беспозвоночных. Р. Ф. Геккер (устное сообщение) считает продолговатые углубления на костях результатом жизнедеятельности пресноводных червей.

Кости млекопитающих из Ливенцовского карьера были исследованы методом прокаливания (Пидопличко, 1952) в лаборатории кафедры геологии Воронежского лесотехнического института. По заключению М. Н. Грищенко, результаты анализа дали высокие показатели (1134—1176), что характерно для других захоронений позднего плиоцена.

Конгломераты Ливенцовского карьера представлены обломками известняков, песчаников каменноугольного, эоценового, сарматского, мэотического, понтийского возраста. Особенно много встречается в карьере обломков известняка, который, судя по найденным раковинам фузулинид и микроскопическому описанию, принадлежит свите C_3^2 (O) верхнекарбонового возраста (по стратиграфической схеме Донецкого бассейна).

Находки остатков члеников морских лилий, кораллов, фузулин карбона, белемнитов, иноцерамусов мела, окаменевшей древесины миоплиоцена, раковин моллюсков сармата, мэотиса и понта позволяют представить, какие породы размывал при разработке своей долины пра-Дон.

Можно было бы ожидать в песках карьера наличие ископаемых остатков млекопитающих мэотиса, которые отмечены рядом исследователей из карьеров близ г. Новочеркасска, однако они не обнаружены.

Предположения В. В. Богачева (1923—1924), что зубы слонов хапровского комплекса попали в песчаную толщу из среднеплиоценовых слоев. и А. И. Москвитина (1965), что остатки теплолюбивых животных (мастодонтов и страусов) попали в хапровские пески при размыве рекой более древних осадков, не подтверждаются нашими новыми наблюдениями. Теперь здесь найдены целые черепа и разрушенные скелеты хоботных. Мастодонт хапровского комплекса представлен одним видом, более позд-

ним, чем астийский овернский мастодонт, и обладает прогрессивными чертами строения зубов и нижней челюсти. Следовательно, остатки мастодонта одновозрастны с вмещающими их осадками. Остатки страуса обязательно присутствуют в любых, даже маломощных верхнеплиоценовых местонахождениях Приазовья (Кобякова балка, Мокрый Чалтырь). Важно отметить их наличие в местонахождениях хапровского возраста не только в пределах Восточной Европы, но и в Азии. Такое широкое распространение остатков этих птиц характерно для хапровского комплекса.

Среди палеонтологических находок очень незначительное число принадлежит беспозвоночным — моллюскам. Их раковины, как правило, почти не сохраняются в песке и представлены хрупкими, легко рассыпающимися от прикосновения остатками.

По свидетельству А. И. Москвитина (1960), попытка выделения пыльцы из хапровских песков оказалась безуспешной. В 1961 г. Е. Н. Ананова по нашей просьбе провела палинологический анализ собранных образцов. Оказалось, что ископаемая пыльца действительно представлена скудными остатками, что, как указал И. А. Ефремов (1950), характерно для отложений речных потоков.

В связи с этими находками, пока еще довольно редкими, можно только констатировать наличие в ландшафте древесных и травянистых степных представителей флоры и распространение этих остатков по всей толще хапровских песков Ливенцовского карьера.

По сравнению с другими известными крупными среднеплиоценовыми местонахождениями позвоночных животных (Косякинский карьер, Одесские карстовые пещеры), имеющими узкоместное залегание, кости зверей хапровского (ливенцовского) типа встречаются на широких пространствах Приазовья.

Такое широкое распространение свидетельствует о накоплении костных остатков в устьевых участках мощных блуждающих речных потоков, которые текли с Русской равнины.

Анализ состава собранных в Ливенцовке костей свидетельствует о преобладании остатков крупных травоядных животных над остатками хищников (см. таблицу). Подобные соотношения костей хищников и травоядных были отмечены В. И. Громовым и для ряда других местонахождений Приазовья. Частота последних говорит о том, что кости слонов, оленей,

Состав костных сборов из Ливенцовского карьера

Отряд	Наименование остатков							
	части скелетов	черепа и рога	нижние челюсти с зубами	изолированные зубы	позвонки и ребра	трубчатые и короткие кости	плоские кости	всего
Страусоподобные	—	—	—	—	—	14	—	14
Грызуны (бобр трогонтерий)	—	1	1	5	—	—	—	7
Хищные	—	3	3	3	1	6	—	16
Хоботные	—	12	29	60	72	130	46	349
Непарнопалые	—	3	14	42	9	144	21	233
Парнопалые	1	77	47	24	10	228	19	406
Всего	1	94	134	96	92	522	86	1025

лошадей, мелких верблюдов захоронялись в хапровских песках в результате гибели больших стад этих видов при высокой плотности их популяций (Ефремов, 1950).

Небольшое количество остатков хищников можно объяснить условиями захоронения в речных отложениях. Их трупы быстрее разлагались и разрушались в осадках русловой фации, а трупы крупных животных, обладающих большей плавучестью, сносились в низовья рек.

Из вышеизложенных данных особенно важными являются: постоянство видового состава хапровского фаунистического комплекса на большой площади; почти полное отсутствие костей животных более древних комплексов; одинаковая степень фоссилизации; расположение некоторых костей в анатомическом порядке.

Все это свидетельствует о том, что хапровские фаунистические остатки не являются разновозрастным конгломератом, переотложенным рекой, а представляют собой следы определенной фауны, одновременной с вмещающими отложениями.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР МАТЕРИАЛОВ

Коллекция Ростовского музея насчитывает более 1000 определимых остатков, не считая костей мелких позвоночных, собранных в Ливенцовском карьере.

Ниже приведен общий список ископаемых животных хапровского фаунистического комплекса, составленный на основании сборов автора в Ливенцовском карьере (табл. I—VI) и по данным В. И. Громова (1948), Л. И. Алексеевой (1961), И. Г. Пидопличко и В. А. Топачевского (1962) из Хапров и др. Виды из других карьеров отмечены в списке *звездочкой*. Мелкие позвоночные (насекомоядные и грызуны) приводятся в основном по нашим определениям, проверенным И. М. Громовым, частично по А. И. Шевченко и А. К. Агаджанян.

В список включены 3 голотипа (млекопитающие, №№ 23, 37, 38), хранящиеся в коллекции Ростовского краеведческого музея.

Рыбы — Pisces

1. Белуга — *Acipenser* sp.
2. Щука — *Esox* sp.
3. Плотва — *Rutilus rutilus* L.
4. Сом — *Silurus* sp.
5. Судак — *Lucioperca lucioperca* L.

Пресмыкающиеся — Reptilia

1. Ящерица — *Lacertidae?*
2. Черепаха — *Clemmys?*

Птицы — Aves

1. Лебедь — *Cygnus* sp.
2. Страус — *Struthio* sp.

Млекопитающие — Mammalia

1. Выхухоль — *Desmana* sp.
2. Крот — *Talpa* sp.
3. Землеройка — *Soricidae* gen.?
4. Заяц — *Alilepus* sp.
5. Пищуха — *Ochotona* ex gr. *eximia* Chomenko
6. Бобр трогонтерий — *Trogontherium cuvieri* Fischer
7. Бобр трогонтерий, мелкая форма — *Trogontherium minor* Newton
8. Бобр — *Castor* sp.
9. Тушканчик, мелкая форма — *Allactaga* sp.
10. Слепыш — *Spalax* sp.
11. Эверсманов хомяк — *Allocricetulus* sp.
12. Серый хомячок — *Cricetulus* sp.
13. Хомяк — *Allocricetus* sp.
14. Полевка плиомис — *Pliomys* cf. *kretzoi* Kowalski
15. Полевка доломис — *Dolomys milleri* Nehring
16. Полевка доломис — *D. hungaricus* Kormos
17. Полевка виллания — *Villanyia* sp.
18. Полевка мимомис — *Mimomys pliocaenicus* F. Major
19. Полевка мимомис — *M.* cf. *stehlini* Kormos
20. Полевка мимомис — *M.* cf. *reidi* Hinton
21. Полевка мимомис — *M. lagurodontoides* Schewtschenko
22. Полевка мимомис — *M. praehungaricus* Schewtschenko
23. Полевка мимомис — *M. tanaitica* Schewtschenko
24. Полевка мимомис — *M. intermedius* (Newton)

25. Полевка аллофайомис — *Allophajomis* cf. *pliocaenicus* Kormos
26. Пеструшка лагуродон — *Lagurus* (*Lagurodon*) *arancae* Kretzoi
27. Собака — *Canis* sp.
*28. Енотовидная собака — *Nyctereutes megamastoides* Pomel
29. Куница крупная, типа росомахи — *Mustelidae* gen.?
30. Барсук — *Meles* sp.
31. Выдра — *Lutra* sp.
*32. Медведь этрусский — *Ursus* cf. *etruscus* Cuv.
33. Гиена — *Crocuta* sp.
34. Махайрод — *Machairodus* sp.
35. Рысь — *Felis* (*Lynx*) sp.
36. Крупная кошка — *Felidae* gen.?
37. Мастодонт Алексеевой — *Anancus alexeevae* sp. nov.
38. Слон Громова — *Archidiscodon gromovi* Garutt et Alexeeva
39. Гиппарион — *Hipparion* sp.
40. Ливенцовская лошадь — *Equus* cf. *bressanus* Viret
41. Лошадь, сходная со стеноновой — *Equus* cf. *stenonis* Cocchi
42. Носорог, сходный с этрусским — *Dicerorhinus* cf. *etruscus* (Falconer)
43. Кавказский эласмотерий — *Elasmotherium caucasicum* Borissiak
44. Мелкий верблюд — *Paracamelus alutensis* (Stefanescu)
45. Гигантский верблюд — *P. gigas* Schlosser
*46. Свинья — *Sus* sp.
47. Сложнорогий олень — *Eucladoceros dicranios* Nesti
48. Благородный олень — *Cervus* cf. *elaphus* L.
49. Олень, типа замбара — *Cervus* (*Rusa*) sp.
50. Северочерноморский олень — *Cervodama pontoborealis* Pidopl. et Fler.
51. Олень филиси — *Cervus* cf. *philisi* Schaub
52. Широколобый лось — *Libralces* sp.
53. Газеллоспира — *Gazellospira torticornis* (Aymard)
54. Газель — *Gazella* sp.
*55. Мелкий бизон — *Bison* sp.
56. Крупный бык — *Bovidae*?

Остатки представителей первых трех классов не изучались специально и определены до рода.

Автор же изучал преимущественно хищных и копытных.

Отряд ХИЩНЫЕ — CARNIVORA

Остатков хищных в хапровских песках мало. В коллекции хранятся фрагменты костей представителей семейств — псовых, куньих, гиеновых, кошачьих.

Сем. ПСОВЫЕ — CANIDAE

Волк — *Canis* sp.

Имеется обломок верхнечелюстной кости с поврежденным P^4 и целыми M^1 и M^2 (Л-778). Размеры (P^4 — 22.0×10.0 мм, M^1 — 13.0×17.0 мм, M^2 — 10.8×7.6 мм) меньше, чем у современного волка. Ямка на верхнечелюстной кости между P^4 и M^1 довольно глубокая, зубы низкие (высота паракона M^1 от шейки корня 7 мм), четко развит воротничок на P^4 с внутренней стороны.

Сем. КУНЬИ — MUSTELIDAE

Барсук — *Meles* sp. (табл. I, *4*).

Найден обломок верхнечелюстной кости с I^2, I^3, C, альвеолами P^1, P^2, P^3 и обломком P^4. Хорошо сохранилось небольшое овальное подглазничное отверстие и часть межчелюстной кости. По размерам не отличается от *Meles thorali* (Viret, 1954) из Сен-Валье. Однако, по-видимому, ливенцовская находка принадлежит более древней форме, так как P^1 расположен у внутренней части клыка (как у выдр), а передняя часть P^4 имеет меньшую ширину. Обнаружен также эпифиз плечевой, близкий к таковому *Gulo*.

Выдра — *Lutra* sp.

Имеется небольшой обломок правой ветви нижней челюсти без зубов с альвеолами M_1 и M_2. По размерам челюсть не отличается от современ-

ных и ископаемых форм. Однако у выдры из Ливенцовки и из Чумбура (верхний плиоцен, порт-катонские слои Приазовья) массетерная впадина достигает границы между зубами M_1 и M_2, у современных находится за M_2.

Сем. ГИЕНОВЫЕ — HYAENIDAE

Гиена — *Crocuta* sp.

Нижняя челюсть (Л-231) (табл. I, *5*), обломок нижней челюсти с P_3 и P_4 (Л-1512) и изолированный зуб P_4 (Л-674). Отнесены к роду *Crocuta* по следующим признакам: I_3 (11.0×8.6 мм) больше I_1 (8.2×4.0 мм) и I_2 (9×5 мм); P_1 отсутствует; передние и задние зубцы на предкоренных зубах слаборазвиты; сочленовный отросток расположен выше уровня альвеол зубов; отношение длины талонида к длине M_1 — 17.1 (правый) и 18.4 (левый). С родом *Hyaena* ливенцовский образец сближает наличие у талонида M_1 двух зубцов.

Нижняя челюсть Л-231 принадлежит крупному экземпляру. Длина от альвеолы I_1 до углового отростка — 244.4 мм, до сочленовного отростка — 232.0. Резцы неодинаковы по размерам и не расположены в один ряд — корни I_2 далеко отступают от переднего края челюсти. Передние добавочные бугорки на предкоренных зубах меньше задних. Размеры P_4 (25.4×7.0 мм) несколько меньше размеров M_1 (28×15 мм). Зубы крупные. M_2 отсутствует. Уровень P_1 (сохранилась точечная альвеола) ниже уровня M_1. Сочленовный отросток находится выше альвеолярного края. Под P_3 имеется одно большое подбородочное отверстие. Массетерная впадина не доходит до заднего края M_1.

Все эти данные не позволяют отнести ливенцовскую находку к описанным видам *Crocuta eximia*, *C. perrieri*, *C. macrostoma*, *C. sivalensis*, *C. felina*, *C. brevirostris*, *C. sinensis*. Близкое сходство ливенцовская форма показывает с *Crocuta* sp. (г. Тологой, слепок, ПИН АН СССР).

Сем. КОШАЧЬИ — FELIDAE

Махайрод — *Machairodus* sp. (табл. I, *6*).

О наличии остатков махайрода свидетельствует обломок верхнего клыка, нижней части плечевой и локтевой костей. Обломок клыка имеет максимальную длину коронки 26.0 мм, толщину в этом же месте 11.4 мм. Лезвия клыка характерно зазубрены.

Рысь — *Felis* (*Lynx*) sp. (табл. I, *7*).

Правый верхний клык (Л-169).

Передне-задний диаметр на уровне альвеолы 13.6 мм, поперечный в этом же месте 10.4 мм. На поверхности четко видна продольная ребристость. характерная, по мнению Н. К. Верещагина, для рыси *Lynx issiodorensis* Cr. et Job.

Крупная кошка — *Felidae* Gen.?

Обломок локтевой кости крупной кошки величиной с тигра, возможно, принадлежал предковой форме пещерного льва.

Отряд ХОБОТНЫЕ — PROBOSCIDEA

По количеству остатков хоботные стоят на втором месте — после парнопалых (табл. I). Определено, однако, всего два вида. Подавляющее число остатков принадлежит южному слону. Остатки мастодонта сравнительно малочисленны.

Сем. МАСТОДОНТОВЫЕ — GOMPHOTHERIIDAE

Мастодонт Алексеевой — *Anancus alexeevae*, Bajguscheva sp. nov.[1]

Mastodon arvernensis Cr. et Job.: Громов, 1948, стр. 44, рис. 214.
Anancus arvernensis (Cr. et Job.): Янькова, 1959, стр. 46, рис. 3; Дуброво, 1963, стр. 158—161, рис. 1; Алексеева, 1965, стр. 70—71, табл. 2.

Голотип. Правая верхнечелюстная кость с M^2 и M^3. Коллекция Ростовского краеведческого музея. Л-103 (табл. II, 2, *а*, *б*).

Ливенцовский песчаный карьер, правобережье долины Дона у г. Ростова-на-Дону.

Геологический возраст — поздний плиоцен, хапровские слои.

Диагноз. Размеры мелкие, нижняя челюсть компактная, с опущенным вниз коротким подбородочным отростком; $M^3/_3$ с большим числом дополнительных бугорков в первых двух долинках (5—3 между I и II рядами бугров, 2 между II и III) и с тенденцией к образованию VI ряда бугров; молочные и постоянные зубы между буграми и в долинках имеют цемент.

Материал. 22 зуба: M^2 — 2; M^3 — 8; dp_3 — 1; dp_4 — 1; M_1 — 1 (табл. II, *1*); M_2 — 1; M_3 — 8 экз. Почти все зубы сидят в челюстях.

Описание. Размеры восьми зубов M^3 (175—188×81—87 мм) некрупные. Ряды бугров четко разделены на две половины, значительно смещенные по отношению друг к другу. Количество рядов бугров на M^3 без учета талонов — 5. У Л-104 имеется IV ряд со своим отдельным корнем (табл. III, *2*). За VI рядом видна бугристость нового талона. Воротничковая бугристость хорошо развита.

Большая разница в размерах нижних челюстей и в строении подбородочного отростка, симфизной части и нижней поверхности горизонтальной ветви челюсти позволила установить признаки полового диморфизма на нижних челюстях (Л-120 ♂, табл. II, *3*; Л-554 ♀, табл. III, *1*).

Сравнение челюстей самцов (Ливенцовка, Цинаглио д'Асти, Марти) одинакового возраста (наличие M_2 и прорезывание M_3) выявило различие в строении подбородочного отростка у экземпляра Л-120: он более опущен вниз и короче (расстояние от переднего наружного подбородочного отверстия до конца подбородочного отростка 80 мм, а у мастодонта из Марти — 175 мм — Guidi, 1940), чем у овернского мастодонта. Данная морфологическая особенность характеризует форму из Ливенцовки как более прогрессивную по сравнению с овернским мастодонтом.

Длина коронки нижних зубов [dp_3 — 46; dp_4 — 79; M_1 — 100; M_2 — 135; M_3 (n=5) — 199—210 мм] меньше, чем у овернского мастодонта из среднеплиоценовых отложений (Монпелье, Тосканы, Цинаглио, Армавира, Косякина), но одинакова с мастодонтами из верхнеплиоценовых отложений (Сен-Валье, претегелен Нидерландов, Сенной, Ляпина, Псекупса).

Сравнение. Перечисленные в диагнозе мастодонта из Ливенцовки особенности позволяют отметить наличие у него прогрессивных черт развития по сравнению со среднеплиоценовым овернским мастодонтом Западной и Восточной Европы.

Отнесение формы из Ливенцовки к молдавскому мастодонту *A. arvernensis* var. *progressor* из Молдавии (Гаваносы), описанной И. П. Хо-

[1] Название вида дано в честь палеонтолога Людмилы Ивановны Алексеевой.

менко (1912), на наш взгляд, было бы неправильным. Указанные признаки не могут служить основанием для выделения особой вариации.

Отсутствие альвеол бивней на челюсти из Гаваносы можно объяснить принадлежностью ее самке; число рядов бугров нижних зубов колеблется у овернского мастодонта и у вида из Ливенцовки от 5 до 6.

От азиатских форм рода *Anancus* находки из Приазовья отличаются либо слабым развитием промежуточных бугров и узостью коронки, малой сложностью структуры верхних зубов (M^3), слабым смещением половин рядов бугров, либо небольшой высотой бугров, большими абсолютными размерами. Общими чертами сходства с азиатскими ананкусами является наличие цемента и тенденция к увеличению числа рядов бугров на M^3.

От *A. osiris* (верхний плиоцен, Африка) мастодонт из Ливенцовки отличается простотой строения рядов, слабым развитием их вторичных элементов, отсутствием цемента.

Сравнительные данные, а также высказывания К. Арамбура (Arambourg, 1945) и Л. И. Алексеевой (1961б) об отличии верхнеплиоценовых форм бугорчатозубых мастодонтов от среднеплиоценовых позволили автору выделить особый вид мастодонта из верхнего плиоцена юга европейской части СССР и назвать его *Anancus alexeevae* sp. nov.

Географическое распространение. К данному виду, очевидно, можно отнести мастодонтов из Сенной и 1-го горизонта ст. Саратовской (Краснодарский край), Малгобека (Моздок), Ляпина (Жданов).

Прогрессивные черты строения мастодонта Алексеевой дают возможность предположить, что новый вид был более приспособлен к обитанию в условиях нарастающего иссушения климата, чем овернский мастодонт астия.

Сем. СЛОНОВЫЕ — ELEPHANTIDAE

Слон Громова *Archidiskodon gromovi* Garutt et alexeeva.

Обработано 328 образцов коллекции, которая содержит обломки черепов, нижних челюстей с зубами от dp_3 до M_3, изолированные зубы и отдельные кости скелета (табл. III, *3—5*).

Остатки слона из Ливенцовки (череп, смена зубов M_2 на M_3), как было указано выше, изучались рядом авторов. В данной статье автор высказывает и свою точку зрения о видовой принадлежности слона из Ливенцовки.

В. И. Громов (1948) определил в хапровском фаунистическом комплексе два вида слона: *Elephas* cf. *planifrons*, *E. meridionalis.*

На основании изучения зубов мы пришли к заключению о наличии одного вида слона в песках Ливенцовского карьера, которые одновозрастны пескам Хапровского карьера (Байгушева, 1964; Дуброво и Байгушева, 1964).

Одновременно изучение черепного материала привело к такому же выводу В. Е. Гарутта и Л. И. Алексееву (1964). Слон из Ливенцовского карьера был отнесен авторами к *A. meridionalis* (Янькова, 1959; Дуброво и Байгушева, 1964), затем к *A.* aff. *meridionalis* (Байгушева, 1964).

В 1964 и 1965 гг. Л. И. Алексеева и В. Е. Гарутт на основании изучения черепа Л-113 и других находок из Хапров (сборы В. И. Громова) описали из Ливенцовки особый вид слона *A. gromovi.* Основанием для выделения нового вида послужило отличие в строении черепов особи из Ливенцовки и *A. meridionalis.* Оно заключалось в большей удлиненности

черепа в сагиттальном направлении, относительно большой узости лба и в форме плоскости затылка. На черепе молодой особи из Хапров (коллекция ГИН, № 300/122) этими авторами было отмечено в качестве основного отличительного признака наличие P^4, заменяющего dp^4. Подобная смена отсутствует у *A. meridionalis* и характерна для *Protelephas planifrons*.

Авторы нового вида *A. gromovi* отмечали разницу в строении его коренных зубов по сравнению с *A. meridionalis*. Их выводы подтверждены нашими данными: отличие последних коренных зубов заключается в разнице полного числа пластин (у *A. gromovi* M_3 10—13, у итальянского *A. meridionalis* 11—14 без учета талонов) и частоты пластин на 10 см (у *A. gromovi* меньше на 0.5).

Однако нами (Дуброво и Байгушева, 1964) указанное различие не было учтено. В дальнейшем, ознакомившись с результатами работы Л. И. Алексеевой и В. Е. Гарутта (1965), автор принимает во внимание незафиксированный в ливенцовской серии зубов факт находки черепа с P^4 и суммирует с ним отмеченную прежде разницу. Последняя на первый взгляд незначительная, но она отражает изменения зубов слонов в процессе эволюции, которая происходит постепенно и выражается в изменении крайних величин. Вследствие этого мы присоединяемся к мнению авторов нового вида об отнесении слона из Ливенцовки, Хапров, Мокрого Чалтыря, Кобяковой балки и других к виду *A. gromovi*.

На видовую принадлежность слона из Ливенцовки имеется и другая точка зрения. И. А. Дуброво (1964) развивает идею идентичности ливенцовского и типичного итальянского слона и выделяет подвид *A. meridionalis meridionalis*, используя для диагноза серию зубов из Ливенцовки и Хапров. В данном исследовании И. А. Дуброво не видит существенных различий между *A. gromovi* и *A. meridionalis*.

Отряд- НЕПАРНОПАЛЫЕ — PERISSODACTYLA

В коллекции музея хранятся остатки лошадей, носорогов, эласмотериев. Первое место по количеству остатков занимают лошади.

Сем. ЛОШАДИ — EQUIDAE

Ливенцовская лошадь — *Equus cf. bressanus* Viret.

199 остатков, в том числе череп, нижние челюсти с зубами (табл. IV, *1—3*).

Первое описание лошадей из хапровских песков дала В. И. Громова (1949) на основании 50 остатков из местонахождений Приазовья — Воловой балки, Мержанова, Морской, Хапров.

Характеристика древней лошади Приазовья, данная В. И. Громовой, является исходной при определении костных остатков лошадей других местонахождений для стратиграфических целей и для филогенетических построений.

Однако обработка более крупной серии костных остатков лошадей из Ливенцовки, сравнение ее с крупной серией из другого местонахождения, более молодого возраста (Ахалкалаки, Грузия), и новые литературные сведения, появившиеся в последнее время, добавляют новые данные к диагностике лошадей хапровского комплекса.

Размеры черепа (табл. IV, *1*) крупнее, чем у сиваликской, санменской, сенэзской («normal») лошадей и у лошади из Сен-Валье, однако уступают ахалкалакской крупной.

Найденные в Ливенцовском и Хапровском карьерах черепа позволили установить, что череп Л-4 принадлежит самке, так как обладает некрупными размерами, менее сильно вздутыми боковыми отделами поверхности лба, очень слабо развитыми верхними клыками. Это исключает одно из предположений В. И. Громовой о том, что у обоих полов древней лошади клыки хорошо развиты, и подтверждает ее мнение о том, что череп из Хапров принадлежит самцу.

Резцовая ширина небольшая (70 мм) и уже, чем у лошади из Сен-Валье (78—82 мм). Отношение резцовой ширины к ширине лба у заднего края глазниц лошади из Ливенцовки 32.1, у лошади из Сен-Валье — 35.0.

Нижняя челюсть (табл. IV, *2*, 7, *а*, *б*), описывается впервые. Она крупная, но уступает ахалкалакской лошади. Некоторые индексы челюсти (резцовый, симфизно-диастемный) очень пластичны и значение последнего входит в предел изменчивости кабаллоидной мосбахской лошади. Отношение резцовой ширины к длине челюсти у лошади из Ливенцовки несколько меньше, а симфизный индекс больше, чем у ахалкалакской лошади, что указывает на примитивную узость и вытянутость челюсти.

Отношение длины нижнекоренных зубов к длине нижней челюсти (Л-229) 39.1, что позволяет отнести лошадь из Ливенцовки к микродонтным лошадям.

Верхние щечные зубы имеют короткий протокон — не выше 40 (ср. 36.7) на слабо-, средне- и сильностертых зубах. У сиваликской, санменской и крупной ахалкалакской лошадей протокон длиннее. Более высокий индекс протокона имеет слабостертый M^2 из Псекупса (по-видимому, II горизонт) — 43.3 (ГИН, № 312/3). В этом сходство последнего с *E. stenonis* из Сен-Валье (высчитано по фото: Viret, 1954, 31.7—44.2, n=15). В зубном ряду одной челюсти наблюдается удлинение протокона от Р к М.

По сравнению с ахалкалакской лошадью у лошадей из Ливенцовки складчатость эмали менее сильная. Имеются случаи наличия открытых передних и задних марок. Отношение высоты нестертого зуба P^4 (Л-131) к длине 209.7. Последнее меньше, чем у лошади из Сен-Валье (234).

Зубы лошади из Ливенцовки по высоте превосходят длину для P^4—M^2 в 2.0—2.2 раза и для M^3 — в 2.5 раза.

Нижние постоянные щечные зубы имеют крупные размеры. Средняя длина и ширина P_2 — 38.9×18.3; P_3 — 34.0×19.5; P_4 — 32.5×19.0; M_1 — 30.9×18.2; M_2 — 29.2×17.6; M_3 — 37.5×16.1 мм. Они сходны с зубами из находок в Сенной балке на Тамани (Верещагин, 1957), более мелкие, чем из Ахалкалаки и более крупные, чем зубы лошади из Сен-Валье и Сенэз («normal»).

Наружная долинка на слабостертых молярах (Л-16) подходит к шейке, но не проникает в нее. У сильностертых зубов (Л-95, 264) она неглубоко входит в широкий истм. Для среднестертых моляров характерно глубокое проникновение наружной долинки до эмалевой стенки двойной петли. Отсутствие проникновения наружной долинки в шейку двойной петли не обязательно может указывать на принадлежность находки к прогрессивной ветви (Громова, 1949).

Так, в одном зубном ряду челюсти Л-229 у M_1 и M_3 долинка выпячивает эту стенку, а у M_2 даже не проникает в шейку (табл. IV, *2*).

Для типичной стеноновой лошади отмечено глубокое проникновение наружной долинки. У лошади из Ливенцовки и из Хапров из 25 М 7 случаев выпячивания (28%), у крупной ахалкалакской больше: из 24 М 14 случаев (58.3%). Все это ставит под сомнение важность этого признака для диагностики.

К числу малодиагностичных признаков следует отнести величины отношений M_1 к зубному ряду, M_3 к ряду М, M_3 к длине зубного ряда,

длины ряда M к длине ряда P в связи со сходством этих индексов у стеноновых и кабаллоидных лошадей.

Лошадь из Ливенцовки имеет сильноскладчатую эмаль, как у итальянской, зюссенборнской, санменской лошадей и из тираспольского гравия. Однако от ахалкалакской крупной верхнеплиоценовая лошадь Приазовья отличается тонкостью складок эмали.

Гипостилидная складочка, свойственная лошади Стенона, отходящая от талонида наружу, хорошо видна на жевательной поверхности всех нижних зубов, причем на сильностертых лучше. У крупной лошади из Ахалкалаки ее нет. Эктостилид отсутствует. Рудиментарный P_1, возможно, имеется, судя по альвеолам на двух челюстях (Л-95, 264), как у лошадей из Сен-Валье и Ахалкалаки. Постоянные резцы имеют хорошо развитые чашечки.

В посткраниальном скелете характерными чертами могут считаться изменчивость формы блока плечевой кости, архаичность строения боковых метаподий, узость надпяточной кости. Последняя имеет диагностичный признак. Размеры фасетки для кубоидной кости по отношению к ширине навикулярной значительны. У 10 экземпляров индекс варьирует от 19.3 до 22.6 при среднем 20.9 ± 0.56. Ахалкалакская лошадь *E.* cf. *süssenbornensis* имеет достоверные отличия по этому признаку от лошади из Ливенцовки (t=6) и очень малую ширину кубоидной фасетки. Индекс варьирует на 14 экземплярах от 7.7 до 17.8 при среднем значении 13.1 ± 0.8.

Третья пястная кость. Размеры крупные (n=9, 262.0—282.8 мм), превышают длину только некоторые экземпляры ахалкалакской *E.* cf. *süssenbornensis* (n=25, 260—286 мм; Векуа, 1962) и крупной лошади из Тегелена (по Равену). Существенно отличие лошади из Сен-Валье: длина ее пясти намного меньше таковой пясти лошади из Ливенцовки.

По пропорциям пясти ливенцовская лошадь может относиться к группе средненогих лошадей, более приближенных к широконогим. Такую массивность отмечали В. И. Громова (1949) для итальянской стеноновой лошади и Э. А. Вангенгейм и др. (1966) для алданской *E.* cf. *sanmeniensis.* Ахалкалакская крупная лошадь имеет массивные пястные кости.

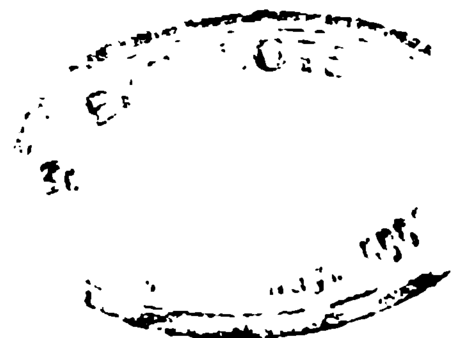
Индекс выступания гребня нижнего суставного валика — 83.5—87.5, что отмечалось для *E. sivalensis*, *E. sanmeniensis* и *E. cab. mosbachensis*. Однако признаком для выделения лошади хапровского фаунистического комплекса, особенно по одиночным находкам, он служить не может. Основание для этого — сравнение с неокатанными инситными костями ахалкалакской серии. Их индекс варьирует от 81.7 до 88.7 (n=14) при среднем 85.2 ± 0.63.

Средняя величина индекса выступания гребня у лошади из Ливенцовки — 85.3 ± 0.55. Биометрические данные не показывают достоверность разницы (t=0.32).

Ширина нижнего сустава незначительно меньше ширины в надсуставных буграх, такая, как у итальянской стеноновой. У ахалкалакской крупной лошади надсуставная ширина обычно больше (из 14 экземпляров 2 имеют большую ширину в суставе).

Отношение ширины наружной суставной фасетки для os hamatum к ширине внутренней фасетки для os magnum у 7 экземпляров (31.9—38.7, среднее 35.3) меньше, чем у ахалкалакской лошади (n=13, 35.7—46.5, среднее 39.7).

На проксимальном конце кости у внутреннего угла заднего отдела суставной поверхности имеется небольшая фасеточка для os trapezoideum. Наличие ее непостоянно у настоящих лошадей — типичной лошади Стенона (среди 20 экз. отмечено у пяти). Ж. Вирэ (Viret, 1954) отметил



у $^4/_5$ mc III лошади из Сен-Валье наличие легкого контакта с trapezoideum. У ахалкалакской крупной лошади из 6 экземпляров 5 снабжены четкой фасеточкой.

Третья плюсневая кость. Размеры крупные (n=6, длина 293—332 мм), как у сиваликской, крупной санменской, зюссенборнской, мосбахской; некоторые экземпляры больше плюсны ахалкалакской крупной. У последней самый крупный экземпляр из серии в 25 остатков достигает 323 мм. Длина плюсны у лошади из Сен-Валье и Сенэз («normal») гораздо меньше, чем у лошади из Ливенцовки. Плюсна крупной формы из Сенэз по величине равна самому крупному экземпляру из Ливенцовки. Однако пропорции у *E. stenonis* (Сенэз) характеризуют массивность кости (индекс срединной ширины 13.6; у ливенцовской — 11.5—12.8) и близки к наиболее массивным экземплярам ахалкалакской серии (10.2—13.6).

По пропорциям метаподий ливенцовскую лошадь можно отнести к средненогим лошадям. Ширина нижнего конца в надсуставных буграх у нее всегда больше, чем ширина в суставе, а у ахалкалакской они одинаковы. Глубокая впадина впереди над суставным валиком отсутствует, как у настоящих лошадей.

Индекс выступания гребня (n=5) от 78.6 до 86.6, в среднем 82.9 ± ±1.41; у ахалкалакской крупной, по нашим данным (n=9), от 80.0 до 87.6, в среднем 84.5 ± 0.88. Достоверной разницы между двумя видами не установлено (t=0.36).

Лошадь из Ливенцовки является одной из древних однопалых лошадей и обладает рядом сходных черт строения с архаичными западноевропейскими, североафриканскими и азиатскими формами.

Автор был склонен отнести лошадь из Ливенцовки, Хапров и других мест к роду *Allohippus* Kretzoi. Однако примитивные формы лошадей рода *Allohippus* не все обладают признаками, указанными М. Крецоем (Kretzoi, 1938) в краткой характеристике, например коротким протоконом зубов (сиваликская, зюссенборнская, санменская). Кроме того, поскольку М. Крецой не дал диагноза рода, очень затруднительно дополнять его, не ознакомившись с серийными коллекциями видов рода *Allohippus*, которые недостаточно описаны.

Целесообразней относить в настоящее время лошадь хапровского фаунистического комплекса к роду *Equus*, считая, однако, лошадь из Ливенцовки, Хапров, Морской, Воловой балки одной из древних форм этого рода.

Лошадь из Хапров, Морской, Воловой балки уже была названа В. И. Громовой (1949) *E. stenonis major*. Ввиду того что два подвида — *E. stenonis major* и *E. stenonis stenonis* — не могли существовать в одном месте без скрещивания, В. И. Громова (1962) дала крупной южнорусской лошади из Приазовья название *E. robustus*. Это имя было первоначально принято и для лошади из Ливенцовки (Байгушева, 1964).

Для *E. stenonis major*=*E. robustus* Ж. Вирэ (Viret, 1954) предложил новое имя — *E. bressanus* (крупный вид из Шаньи, Сенэза, Тегелена), принятое большинством палеонтологов.

Сравнение серийной коллекции костей ископаемой лошади из Ливенцовки с описанными Ж. Вирэ экземплярами *E. bressanus* показало, что лошадь из Ливенцовки, Хапров отличается от нее менее крупными размерами костей и более стройными метаподиями.

К сожалению, Ж. Вирэ (1954) не мог указать для *E. bressanus* особенностей зубного аппарата и других частей скелета, кроме лучевой кости, задней метаподии и фаланги. Известно, однако, что лошадь из Эрпфингена, отнесенная У. Леманом (Lehman, 1957) к *E. bressanus*, обладает такими же массивными конечностями (фаланги), как у типового вида, и верхние щечные зубы ее сходны с зубами лошади из Ливенцовки. Так,

у *E. bressanus* из Эрпфингена индекс протокона (n=15) — 28.0—38.5, а у лошади из Ливенцовки (n=46) — 26.4—39.3. Форма двойной петли лошади из Эрпфингена более сходна с таковой у *E. süssenbornensis*.

От *E. stenonis* Валь д'Арно, Италия (Громова, 1949; Azzaroli, 1965), Сен-Валье, Франция (Viret, 1954), лошадь из Ливенцовки существенно отличается рядом признаков: меньшей длиной протокона, большей длиной зубов, большей длиной нижнего зубного ряда у альвеол, большей длиной плечевой, лучевой, бедренной и большой берцовой костей, особенно высокими и стройными метаподиями.

От *E. süssenbornensis* из Зюссенборна, ГДР (Lehman, 1957), и *E.* cf. *süssenbornensis* из Ахалкалаки, Грузия (=*E. süssenbornensis*, Векуа, 1962), она отличается меньшей складчатостью эмали верхних зубов, менее крупными размерами черепа и нижней челюсти, меньшей длиной протокона, меньшей массивностью лучевой кости, большей узостью шейки и большей шириной кубоидной фасетки, меньшей массивностью пястной III и плюсневой III кости.

От *E. sivalensis* Сиваликских Холмов, Индия (Громова, 1949), отличается большей длиной черепа, более вогнутым нёбом, меньшей длиной протокона, большей складчатостью эмали, большей длиной метаподий, их массивностью, узостью надпяточной кости, высотой ее шейки.

От *E. sanmeniensis* Нихована, Китай (Громова, 1949), отличается меньшей длиной протокона молочных и постоянных зубов, сильной складчатостью эмали, удлиненным предкоренным отделом.

На основании изложенного видно, что крупная лошадь из Ливенцовки имеет некоторые общие черты в строении зубов с *E. bressanus* из Эрпфингена. Однако ее конечности отличаются стройностью. Поскольку череп *E. bressanus* не известен, то на данном этапе изученности крупную лошадь хапровского фаунистического комплекса можно пока отнести к *E.* cf. *bressanus*.

Ливенцовская лошадь по образу жизни, вероятно, отличалась от современных диких лошадей. Веским аргументом в пользу того, что она жила в полупустынных или степных условиях, является узость ее копытных фаланг, свойственная современному кулану, передвигающемуся по твердым грунтам.

Для жизни в открытых степных пространствах действительно более приспособлены легкие, бегающие формы. Ливенцовская же лошадь, видимо, была медленноаллюрной лошадью со сравнительно тяжелым телом, крупной головой, с длинной, узкой мордой, узким лбом, более массивными конечностями, чем у азиатских форм, сильно развитыми боковыми связками, уплощенными дистальными частями конечностей. Наличие узких резцов, короткого протокона, сильно складчатых зубов с тонкой эмалью свидетельствует о том, что лошадь из Ливенцовки питалась сочной растительностью (правило Антониуса). Поэтому можно предположить, что постоянным местообитанием ее были влажные биотопы — пойменные луга, поляны пойменных лесов, болотистые низины. Однако в дождливые сезоны лошади откочевывали в степь.

Лошадь, сходная со стеноновой — *Equus* cf. *stenonis* Cocchi.

Обломок нижней челюсти со слабостертыми постоянными передними коренными зубами P_2 и P_3 (Л-1233, табл. IV, *4*), фаланга (Л-475).

Размеры зубов (Л-1233)P_2 34.6×15.2 и P_3 38.6×16.2 мм не отличаются от таковых зубов лошади из Сен-Валье — 34×15 и 36×15 мм. Возможно, что этому виду принадлежат еще некоторые остатки (Л-249, 429, 463, 475).

Очень стройной и заметно отличной от передних фаланг крупной лошади из Ливенцовки является фаланга с еле намеченным эпифизарным швом. Она принадлежит молодому животному. Пропорции ее харак-

терны для *E.* cf. *hidruntinus* из Бинагадов (Гаджиев, 1953) и отличаются от ахалкалакской гиппарионовидной лошади. Размеры больше, чем у осла из Бинагадов.

Сходство в размерах и пропорциях приближает эту мелкую лошадь не к типичной итальянской, а к лошади из Сенэз («normal»), которая отличается от лошади из Сен-Валье меньшей массивностью конечностей. Судя по стройным пропорциям фаланги и гипсодонтным зубам, можно предположить, что *E.* cf. *stenonis* из Ливенцовского карьера обитала в более сухих биотопах, чем крупная лошадь.

Сем. **НОСОРОГИ — RHINOCEROTIDAE**

Носорог, сходный с этрусским — *Dicerorhinus* cf. *etruscus* Falconer.

Имеется 9 остатков — зуб M^2, 3 нижние челюсти, зуб P_4, mc III, обломок бедренной кости, надпяточная кость, первая фаланга.

Верхний коренной зуб M^2 имеет довольно узкое кроше, глубоко входящее в среднюю долинку. Последняя S-образно изогнута, глубокая. В низкой внутренней части средней долинки между протоконом и гипоконом имеется небольшой эмалевый бугорок. На гипоконе видна вертикальная борозда. Судя по находке из Хапров (P^2 и P^3), воротничок на предкоренных развит более сильно, чем на коренных.

У P^2 носорога из Хапров (Хап-1024, табл. V, *1*) шпора и криста слиты и образуют на стертой жевательной поверхности дополнительную замкнутую фасетку. Таким образом, на P^2 имеются не две, а три фасетки. На P^3 (Хап-1024) дополнительная фасетка не образуется ни на одной из стадий стирания.

Эмаль зуба со слабой струйчатостью, параллельной основанию коронки. Коронка невысокая, как у этрусского носорога из Западной Европы. В отличие от зуба носорога Мерка, она отделена небольшим вздутием. Корни очень мощные. Эмаль не покрыта цементом.

Горизонтальная ветвь нижней челюсти (табл. V, *2*) невысокая — перед P_2 ее высота 58 мм, против заднего конца M_3 — 91 мм. Задний конец симфиза лежит под передней половиной P_3. Очертания верхнего края челюсти за M_3, по-видимому, варьируют и не могут учитываться при диагнозе вида.

P_2 не выпадает у взрослых особей, жевательная поверхность его имеет продольно-треугольное очертание. Постоянные предкоренные зубы моляризованы. Ширина металофида у основания коронки P_2—M_1 меньше, чем гиполофида, или равна ему. У M_2 и M_3 ширина металофида превышает ширину гиполофида.

Задний гребень (гиполофид) смыкается с передним гребнем (металофид) в верхней части коронки зуба. Задневнутренние концы металофида и гиполофида не вздуты, поэтому очертания долинок при стирании коронки треугольные и вход в долинку широкий.

Воротничок слабо развит на предкоренных. В этом отличие от нижних зубов носорога из Псекупса. На коренных носорога из Ливенцовки складка воротничка хорошо заметна в передней и задней частях зуба на наружной и внутренней поверхностях, но сплошного воротничка нет. У входа в заднюю внутреннюю долинку или в ней самой иногда имеется несколько бугорков эмали (Л-5).

Зубы брахиодонтные. Высота нестертой коронки в передненаружном отделе M_2 40 мм (Л-32). Отношение высоты нестертой коронки к наибольшей ее длине 88.8% у Л-32; 75% у Хап-566.

Сомкнутые ряды зубов носорога из Приазовья отличаются от рядов кирхбергского носорога меньшей длиной (у *D. etruscus* Западной Европы — 218.0—272.1 мм; у *D.* cf. *etruscus* из Ливенцовки — 235.0; у

D. kirchbergensis — 255.0—283.0 мм) и особенно длиной ряда моляров (у *D. etruscus* Западной Европы — 125.0—154.6 мм; у *D.* cf. *etruscus* Восточной Европы — 133.0—135.0; у *D. kirchbergensis* — 151.0—163.0 мм).

Третья пястная кость (табл. V, *3*) стройная, как у *D. etruscus* из Сен-Валье и носорога из Vialette — пре-виллафранк (Viret, 1954). Длина ее 215 мм, ширина в середине диафиза 50.2 мм.

Фасетка для mc II небольшая, как у этрусского носорога из Сен-Валье, в отличие от кирхбергского носорога. Отличается она также от *D. etruscus* из Фойгтштедта меньшей выраженностью. Проксимальные и дистальные края менее выпуклые, чем у носорога Мерка.

Фасетки для mc IV разделены на переднюю и заднюю глубоким расширенным желобом. Задняя фасетка для mc IV имеет овальную форму.

Бедренная кость сравнительно стройная, со слабым третьим вертелом, с умеренно развитыми надсуставными буграми. Наименьшая ширина диафиза приблизительно одинаковая у всех этрусских носорогов, а переднезадний диаметр у *D. etruscus* из Фойгтштедта, Хундсгейма, Сплита обычно меньше, чем у носорога из Ливенцовки (54 мм).

Таранная кость (табл. V, *4*) выше таранной кости носорога из Псекупса. Отсутствие серийного материала не позволяет установить, насколько этот признак характерен для носорога из Ливенцовки. Скорее всего, отношение наибольшей ширины кости (по блоку) к внутренней высоте подвержено значительным колебаниям (так, у тологойского носорога от 97.5 до 111.5%; Вангенгейм и др., 1966).

К числу отличительных признаков можно отнести близкое расположение внутренней пяточной фасетки к медиальной стороне кости у псекупского экземпляра (№ 719/29, колл. ПИН) в противоположность наличию значительного промежутка у ливенцовского экземпляра.

Сравнительно стройные конечности этого носорога свидетельствуют о подвижности животного и позволяют считать его степным обитателем.

Кавказский эласмотерий — *Elasmotherium caucasicum* Borissiak.

Представлен в коллекции Ростовского музея десятью остатками (табл. V, *5—6*). Размеры черепа из Ливенцовки несколько крупнее, чем у лоборога из Светлого Яра Волгоградской области (Основы палеонтологии, 1962). Описание и сравнение обломка черепа из Ливенцовки (Л-257) не проведены, так как необходимы реставрационные работы.

Верхний коренной, не затронутый стиранием зуб M^2 (Л-1439) имеет длину 87.8 и ширину 69.0 мм, сходную с *E. caucasicum* из Тамани. Полная высота зуба (Л-1439) 167.0 мм.

На спиле в средней части (табл. V, *5*) видно, что задняя долинка замкнута и остается замкнутой до нижней части ствола. В верхней трети зуба задняя долинка должна быть открытой, судя по строению эмали. Таким образом, материал из Ливенцовки подтверждает выводы В. А. Теряева (1929) о том, что наличие postfosette на жевательной поверхности зависит от стертости зуба и не может служить признаком отличия *E. caucasicum* от *E. sibiricum*. Эмаль сильно складчатая. Криста и антекроше развиты сильно. Имеется кристелла. Кроше очень слабое.

Нижняя челюсть представлена обломком с сильностертыми зубами M_2 и M_3 (Л-1585). Размеры зуба M_2 (69.6×37.8 мм) и M_3 (79.8×40.0 мм) почти как у *E. caucasicum* из Тамани. Однако не все кости и зубы *E. caucasicum* по размерам превосходят таковые *E. sibiricum*.

Так, крючковидная кость запястья (os hamatum) левой ноги (Л-1077) близка по ширине (93.0 мм) к таковой *E. sibiricum* (90.2), а не *E. caucasicum* из Тамани (103.2 мм; колл. ПИН, 1249). Передне-задний диаметр у последнего (124 мм) почти одинаков с таковым сибирского лоборога (116.8 мм), но больше, чем у лоборога из Ливенцовки (106.2 мм). Следовательно, среди ливенцовских сборов присутствуют мелкие экзем-

пляры *E. caucasicum*. Давать по этому признаку ливенцовской форме наименование *E. sibiricum*, на наш взгляд, будет поспешным. Видимо, *E. caucasicum* обладает по сравнению с сибирской формой рядом отличительных черт, которые будут выявлены в результате ревизии всего собранного в последнее время материала. Так, крючковидная кость у ливенцовской формы сходна с таманской и отличается от сибирской наличием желобка между верхней частью для cuneiforme и суставной поверхностью для mc IV.

Отношение же наибольшей ширины передней стороны к наибольшей толщине кости у ливенцовской (80.2) и таманской форм (82.7 и 83.2) отличается от такового сибирского вида (77.2).

Подобное отношение диктуется строением наружной стороны кости; верхняя часть для mc IV имеет очень большую изогнутость у ливенцовской и таманской формы и меньшую кривизну у сибирской формы эласмотерия.

Строение зубов и костей эласмотерия подтверждает, что он являлся типичным жителем степей.

Отряд **ПАРНОПАЛЫЕ — ARTIODACTYLA**

Отряду парнопалых принадлежит наибольшее количество остатков, относящихся к мозоленогим, оленям и полорогим.

Сем. **ВЕРБЛЮДЫ — CAMELIDAE**

Мелкий верблюд — *Paracamelus alutensis* Stefanescu.

133 фрагмента костей, в том числе неполный скелет одного индивида с черепом и нижней челюстью.

Пропорции скелета более стройные, чем у современных верблюдов. Верхние зубы имеют четко выраженные срединные ребра, парастиль и мезостиль. P^3 достигает в длину (у альвеолы) P^4 (Л-261, 936) или несколько меньше (Л-155).

Функционирует молочный зуб dp_3 (Л-1483).

P_3 имеется всегда (табл. VI, *1*). P_4 обладает на слабостертых зубах открытой передней долинкой и дополнительным вертикальным желобком.

Все указанные признаки позволяют отнести остатки мелкого верблюда из Ливенцовки к роду *Paracamelus.*

Размеры нижних зубов некрупные: длина M_3 у альвеолярного края (n=20) 40.2—45.0 мм, длина сомкнутого ряда P_4—M_3 (n=9) 112.6—129.0 мм. По этим признакам, указанным Я. И. Хавесоном (1954), мелкий верблюд из Ливенцовки может принадлежать к подроду *Neoparacamelus.* Однако такая особенность подрода, как отсутствие передней наружной складки у куяльницкой и румынской форм, на нашем материале не подтверждается. Из 36 M_2 и M_3 у 29 имеются складки, а у 7 отсутствуют. Иногда это связано с большой стертостью зуба (Л-65, 826), но встречается и у молодых особей (Л-23). Иногда складка отсутствует на M_2, но имеется у M_3 (Л-332, 1572). Следовательно, указанный признак подрода *Neoparacamelus* не может быть диагностичным.

Я. И. Хавесон (1954) указал на три основных отличия *P. kujalnensis* и *P. alutensis.* Первое из них — значительно меньшую относительную длину симфиза — нельзя проверить на Ливенцовском материале. Судя по другим видам, это очень пластичный признак. Высота нижней челюсти перед P_4 и против середины M_1 также колеблется. Есть экземпляры, у которых высота идентична с типовым экземпляром *P. kujalnensis*, а у других

отличается. Величина куяльницкой формы установлена по одному экземпляру. То, что длина сомкнутого ряда P_3—M_3 (n=4) мелкого верблюда из Ливенцовки (132.6—147.0 мм) больше, чем у верблюда из куяльницких песков (127 мм), не означает существенного отличия в размерах, так как предел изменчивости не выяснен и, судя по данным о *P. alexejevi*, может быть подвержен значительным колебаниям (n=4, 153—175 мм).

На основании этого мы присоединяемся к выводу В. А. Топачевского (1956) о том, что *P. kujalnensis* является синонимом *P. alutensis*. Все это позволяет нам отнести остатки мелкого верблюда хапровского комплекса к *P. alutensis* (Stefanescu), причем этот вид является, как было установлено В. А. Топачевским (1956), измельчавшим потомком *P. alexejevi*. *P. alutensis* из Ливенцовки наследует у него сходство в строении черепа — расположение переднего края глазной орбиты над передней частью M^3, узость и удлиненность черепа, наличие клыкообразных премоляров у самцов и др., а в нижней челюсти — аборальную отогнутость венечного отростка, наличие у большинства M_2 и M_3 передненаружной складки и другие признаки.

К числу важных особенностей *P. alutensis* из Приазовья следует отнести большую высоту в холке, как у современных верблюдов, и тонкость метаподий (табл. VI, *2*).

Бросающиеся в глаза отличия в строении дистальных частей конечностей и зубного аппарата по сравнению с современными видами рода *Camelus* дают возможность предположить, что представители мелких верблюдов рода *Paracamelus* были более подвижными формами и питались не только степными растениями, но и мягким лиственным кормом. По-видимому, они не были типичными жителями пустынь и полупустынь и обитали в относительно мезофитном ландшафте позднеплиоценовой эпохи, которая обрисована у П. И. Дорофеева (1966).

Гигантский верблюд — *Paracamelus gigas* Schlosser.

Остатки довольно редки — сохранилось 5 экз. костей. О наличии *P. gigas* в коллекции свидетельствуют крупные размеры костей, превышающие *P. alexejevi*.

Так, ширина нижней части большой берцовой кости (Л-205, табл. VI, *3*; Л-320) 104.3 и 105 мм, т. е. больше, чем у *P. alexejevi* (n=10, 85—97 мм) и сходна с *P. gigas* (102 и 110 мм; Хавесон, 1954).

Размеры обломка пястной кости (Л-1107) также одинаковы с гигантским верблюдом. Ширина верхней части кости (Л-1107) 97 мм; у гигантского — 85.0 и 90.0 мм; среднее значение у верблюда Алексеева 74.4 мм; у мелкого верблюда из Ливенцовки (n=9) 57.4—66.0 (среднее значение 60.2 мм). Последнее еще раз подтверждает, что в хапровских песках встречаются два различных вида верблюда, как впервые было определено В. И. Громовым (1948).

Сем. ОЛЕНЬИ — CERVIDAE

Многое остается до сих пор неясным в характеристике оленей из Ливенцовского карьера. Рога, на которых строится систематика оленей, представлены в коллекции Ростовского музея большей частью обломками. Однако, изучая эти сохранившиеся остатки, нельзя быть уверенным, что изменчивость рогов полностью характеризует рамки одного вида. В то же время остатки зубов, нижних челюстей и посткраниального скелета позволяют судить только о размерах оленей — очень крупном, средней величины и мелком.

Сложнорогий олень — *Eucladoceros dicranios* Nesti (табл. VI, *4*, *5*).

Характерными признаками вида в строении рогов являются крупные размеры, наличие дихотомического ветвления штанги, уплощенность ее

в месте расхождения и округленность на концах отростков, присутствие хорошо развитого у взрослых экземпляров надглазничного отростка, подразделенного в свою очередь на два и на три отростка, причем последние расположены в другой плоскости, чем плоскость ветвления штанги. Поверхность рога продольно бороздчатая.

Длина ряда зубов P^3—M^3 (Л-11) — 101 мм. Наружные стенки зубов отвесные, внутренние значительно наклонены. Так, ширина второй колонки M^2 у основания 25 мм, у жевательной поверхности 13 мм. Стили очень резкие. У основания коренных зубов с внутренней стороны есть по два столбика. На M^3 задняя колонка у́же передней; длина M^3 25 мм, ширина 24 мм. Воротничок отсутствует. Палеомериксовая складка хорошо выражена (у Л-11 на M^3, а также на изолированных зубах Л-385, 736).



Рис. 2. Череп сложнорогого оленя — *Eucladoceros dicranios* Nesti. Голотип. Италия, Тоскана, Верхнее Вальдарно. Фот. А. Ацароли, 1969 г.

Ливенцовская форма сложнорогого оленя должна быть отнесена к роду *Eucladoceros* (Falconer, 1868). Это явствует из некоторого сходства оленя из Ливенцовки с типом рода *Eucladoceros* — *E. sedgwicki*, которое заключается в бо́льшем вертикальном сечении штанги по сравнению с горизонтальным, в наличии характерной ветвистости рога и раздвоении или разветвлении первого отростка, в строении зубов нижней челюсти.

Судя по строению опавшего рога (Л-531) и обломку черепа (Л-1600), ливенцовский сложнорогий олень ничем не отличается от ископаемого оленя из виллафранкских отложений близ Тосканы, Италия, Верхнее Вальдарно (Azzaroli, 1948; рис. 2).

Принимая это во внимание, приходится отказаться от отнесения оленя хапровского комплекса к *E. pliotarandoides* Ales., как это делалось ранее, на том основании, что голотип упомянутого вида из Монферато имеет сходство с зюссенборнским оленем *Praemegaceros verticornis* Dawkins.

Наибольшее сходство указанные остатки из Приазовья имеют со сложнорогим оленем из Псекупса (коллекция ПИН АН СССР). Разница заключается в количестве надглазничных отростков, большей уплощенности рога, более правильной дихотомии штанги, свойственных для ливенцовской формы. Последняя, видимо, является предком псекупского оленя

Олень, близкий к благородному — *Cervus* cf. *elaphus* L. Четко выраженный вид, которому принадлежат обломки рогов Л-568, 1265.

Олень типа замбара — *Cervus* (*Rusa*) sp.

Имеются рога с характерным для замбара ветвлением отростков штанги.

Олень — *Cervus* cf. *philisi* Schaub.

Небольшая челюсть (Л-569) дает основание предположить, что среди оленей был и *Cervus* cf. *philisi*. Длина коренных 62 мм, предкоренных 45 мм, что близко к находкам *C.* cf. *philisi* в Сенэзе (Viret, 1954) и отличается от других челюстей в Ливенцовке (n=9, 62—91 мм длина M и 45—57 мм длина P). По-видимому, к *C.* cf. *philisi* можно отнести и плюсну (Л-68), общая длина которой 253, ширина верхнего конца 35 мм, нижнего — 38 мм и наименьшая ширина диафиза 20 мм.

Понтийская лань — *Cervodama pontoborealis* Pidopl. et Fler. Небольшой обломок рога (Л-992) с характерными отростками и выемками в месте отхождения их от лопаты.

Широколобый лось — *Libralces* sp.

Имеются обломок лопаты рога (Л-931) и обломок штанги сброшенного рога (Л-1221); несомненная принадлежность последнего лосю подтверждается отсутствием на штанге каких-либо признаков отростков. Поперечный диаметр у основания 45×38 мм, длина по окружности в этом месте 135 мм, в узком месте — 38×34 мм. Длина ствола рога от розетки до уплощения 270 мм.

С представителями рода *Libralces* ливенцовскую находку сближает строение штанги — мощной и длинной. Видовую принадлежность лося хапровского фаунистического комплекса определить нельзя из-за отсутствия диагностичных остатков.

Большое количество видов оленей свидетельствует о широком развитии пойменных лесов, кустарников, полян и постоянных речных потоков.

Сем. ПОЛОРОГИЕ — BOVIDAE

Остатков представителей этого семейства оказалось мало — 4.

Газеллоспира — *Gazellospira torticornis* Aymard.

Имеется обломок левого рогового стержня с частью черепа (Л-430). Конец его поврежден. Характер отхождения стержня от черепа почти над глазницами с сильным отклонением назад, гетеронимное слабое скручивание оси его в слабый виток, наличие двух килей, из которых наиболее четко развит задненаружный, переходящий с изгибом на заднюю поверхность, восстановленная длина стержня около 250 мм, округлое поперечное сечение основания рогового стержня (40×43 мм) — все эти признаки позволяют отнести обломок рога к роду *Gazellospira*. Поскольку никаких заметных отличий в строении стержней рогов от *G. torticornis* не наблюдается, газеллоспира из Ливенцовского карьера может быть отнесена именно к этому виду.

Газель — *Gazella* sp. (табл. VI, *6*).

Обломок нижней челюсти с зубами (Л-1234), лучевая кость (Л-604) и фаланга (Л-220) позволяют судить и о наличии другого представителя семейства полорогих в хапровском фаунистическом комплексе. Нижняя челюсть с зубами дает возможность определить древнюю газель. Зубы гипсодонтные. Задняя лопасть на M_3 большая, равна средней, но на ней отсутствует ребро. На всех M ребра округлы. Передний стиль на наружной стороне зуба четко выражен на всех M. Дополнительных базальных столбиков в наружных долинках коренных зубов не имеется. Длина ряда M 38 мм. Лучевая кость ни по размерам, ни по особенностям строения

не отличается от таковой современного джейрана. Фаланга I имеет наибольшую длину 36.4 мм, ширину верхнего конца 11.2, нижнего — 10 мм и ширину в средней части кости — 9.4 мм. Отсутствие наиболее диагностичных остатков — стержней рогов — не позволяет определить газель из Ливенцовки дальше рода.

Бык или **бизон** — *Bos* aut *Bison*.

К этим родам отнесен обломок крупной тазовой кости. Остатки полорогих — потребителей степных трав — могут служить надежным доказательством наличия саванновых или степных пространств в поздне-плиоценовую эпоху.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В позднеплиоценовых отложениях северо-восточного Приазовья обильны остатки костей животных хапровского фаунистического комплекса. В Ливенцовском песчано-гравийном карьере найдено более 1000 костных остатков. Ископаемые кости залегают здесь в русловой фации речного аллювия. Установлена синхронность существования и гибели зверей с эпохой отложения хапровских песков. Дан список из 65 форм хапровского териокомплекса на материале Ливенцовского карьера и описания остатков представителей отрядов хищных, хоботных, непарнопалых и парнопалых.

Изучение ископаемых костей из хапровских песков позволило установить для ряда видов черты сходства и наличие отличительных признаков по сравнению с более древними, русильонскими, и более молодыми, таманскими, обитателями.

Общими формами с русильонской фауной (в ранге рода, а у некоторых и вида) являются страус, крупная куница, барсук, медведь, махайрод, рысь, бугорчатозубый мастодонт, гиппарион, носорог, верблюды, сложнорогий олень, газеллоспира, газель.

В позднем плиоцене эти животные приобрели в результате приспособления к иссушению климата свои характерные черты при сохранении общего плана строения: этрусский носорог — сравнительно малые размеры и стройность тела; мастодонт Алексеевой — малые размеры, увеличение числа рядов бугров и дополнительных образований на верхних зубах, цемент, короткий подбородочный отросток; мелкий верблюд — тонкость костей конечностей, уменьшение размеров тела.

Дальнейший процесс приспособления к питанию ксерофильной растительностью прослеживается у таманских животных, что доказывается сравнением хапровских и таманских форм.

Особенно четко это выявлено в результате сравнения двух серий остатков слона Громова из Ливенцовки и южного слона из Синей балки (Тамань) и Порт-Катона. Изменения заключались в увеличении размеров животного, увеличении высоты пластинок зуба, их частоты и уменьшении толщины эмали. То, что слон Громова был предком южного слона, подтверждается сравнением серий зубов. Наблюдается сходство признаков в крайних величинах.

Подобные же выводы вытекают из сравнения двух серийных коллекций крупной лошади из Ливенцовки и Ахалкалаки (Грузия). Если у ливенцовской лошади сохраняется короткий протокон на всех зубах сомкнутого ряда, то у крупной ахалкалакской лошади индекс протокона P^3, как у стеноновой лошади, а M^2 обычно имеет индекс, как у кабаллоидной лошади (№ 1288, P^3 — 38.0; M^2 — 51.0).

Дальнейшее расширение представлений о хапровском фаунистическом комплексе является непременным условием для выяснения путей формирования антропогеновых фаун Северной Евразии. Именно в эпоху отло-

жения хапровских песков в Европе появились подроды и виды зверей, позднее участвовавших в формировании таманского и тираспольского комплексов.

Сопоставление характера отложений и состава фаунистических остатков Ливенцовского карьера, как и других смежных местонахождений Северного Приазовья, с верхнелевантинскими местонахождениями высоких террас южной Молдавии, юго-западной Украины, I горизонтом станицы Саратовской на Псекупсе позволяет датировать их позднеплиоценовой эпохой, соответствующей акчагылу по каспийской стратиграфии.

Анализ палеоэкологии хапровской фауны дает представление о ландшафте древнего Приазовья как о степной равнине, прорезанной речными долинами меридианного направления с пойменными лесами, лугами и болотами. Климат был, очевидно, умеренно теплый, с жарким летом и почти бесснежными зимами.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. И. 1961а. Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга европейской части СССР. Докл. сов. геологов на VI конгрессе INQUA: 31—40.

Алексеева Л. И. 1961б. О ранней фазе развития четвертичной фауны млекопитающих на территории юга европейской части СССР. Изв. АН СССР, сер. геол., 12 : 87—96.

Алексеева Л. И. 1965. Стратиграфический обзор хоботных эоплейстоцена (по материалам юга европейской части СССР). В сб.: Четвертичный период и его история (к VII конгрессу INQUA). М.: 69—90.

Алексеева Л. И. и В. Е. Гарутт. 1965. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon*. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 30 : 161—166.

Байгушева В. С. 1964. Хапровская фауна Ливенцовского песчаного карьера (Ростовская область). Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 29 : 44—50.

Богачев В. В. 1923—1924. Новые материалы к истории третичных слонов в Юго-Восточной России. Изв. Азерб. унив., 3 : 99—121.

Вангенгейм Э. А., Е. И. Беляева, В. Е. Гарутт, Е. Л. Дмитриева и В. С. Зажигин. 1966. Млекопитающие эоплейстоцена западного Забайкалья. Тр. Геол. инст. АН СССР, 152 : 1—163.

Векуа А. К. 1962. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Изд. АН Груз. ССР, Тбилиси : 1—207 (на груз. яз.).

Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 9—74.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—703.

Гаджиев В. Г. 1953. Бинагадинский ископаемый осел *Equus* cf. *hidruntinus*. Тр. Естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби, 3, 4 : 5—156.

Гарутт В. Е. и Л. И. Алексеева. 1964. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon*. Тез. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода, Новосибирск.

Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). Тр. Инст. геол. наук, **64**, 17 : 1—521.

Громова В. И. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. I. Обзор и описание. II. Эволюция и классификация. Тр. ПИН АН СССР, **17**, 1 : 1—374; 2 : 1—164.

Громова В. И. 1962. Поправка к работе «История рода *Equus* в Старом Свете». Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 27 : 159—160.

Дорофеев П. И. 1966. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. Изд. АН СССР, Л. : 1—87.

Дуброво И. А. 1963. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.) с Таманского полуострова. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 28 : 158—160.

Дуброво И. А. 1964. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР. Палеонтол. журн., 3 : 82—94.

Дуброво И. А. и В. С. Байгушева. 1964. Слоны хапровского фаунистического

комплекса (по материалам Ливенцовского карьера). Бюлл. МОИП, отд. геол., 39, 5 : 133—135.
Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. ПИН АН СССР, 24 : 1—176.
Лебедева Н. А. 1965. Геологические условия местонахождения мелких млеко питающих в антропогене Приазовья. В сб.: Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М. : 111—140.
Лебедева Н. А. и Г. И. Попов. 1961. Новые данные о верхнем плиоцене Кубани. Докл. АН СССР, 138, 3 : 647—650.
Москвитин А. И. 1960. Климатические данные, определяющие нижнюю стратиграфическую границу плейстоцена. Изв. АН СССР, сер. геол., 2 : 39—55.
Москвитин А. И. 1965. Плейстоцен европейской части СССР (Критический обзор литературных данных). Тр. Геол. инст. АН СССР, 123 : 1—180.
Основы палеонтологии. 1962. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Том «Млекопитающие». М. : 1—421.
Пидопличко И. Г. 1952. Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Изд. АН СССР, Киев : 1—89.
Пидопличко И. Г. и В. А. Топачевский. 1962. Значение остатков млекопитающих для палеонтологического обоснования стратиграфии неогена и антропогена. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 20 : 98—107.
Родзянко Г. Н. 1967. Плиоцен Нижнего Дона и Нижней Волги. В сб.: Матер. геол. исследований на территории Нижнего Дона и Нижней Волги, Ростов-на-Дону : 272—283.
Соколов Н. А. 1903. Der Mius-Liman und die Entstehungszeit der Limane Süd-Russlands. Зап. Минер. общ., 2, 40 : 35—112.
Топачевский В. А. 1956. Рештки дрібного верблюда (*Paracamelus alutensis*) з верхньоплиоценовых відкладі в Півдня УРСР. Тр. Iнст. зоол. АН УССР, 23 : 93—100.
Теряев В. А. 1929. О строении зубов и синонимике *Elasmotherium* Fisch. и *Enigmatherium* M. Pavlov. Бюлл. МОИП, 38, 3—4 : 463—496.
Хавесон Я. И. 1954. Третичные верблюды восточного полушария (род *Paracamelus*). Тр. ПИН АН СССР, 27 : 100—162.
Хоменко И. А. 1912. *Mastodon arvernensis* Cr. ei Job. nova var. *progressor* из верхнеплиоценовых песков южной Бессарабии. Ежегодн. по геол. и минерал. России, 14, 6 : 159—166.
Янькова В. С. 1959. Палеонтологические находки из Ливенцовского карьера. Изв. Ростовского обл. музея краеведения, 1 (3) : 41—49.

Arambourg C. 1945. Anancus osiris, un Mastodonte nouveau du Pliocene inferieur d'Egypte. Bull. Geol. Soc. Fr., 15, 78 : 479—495.
Azzaroli A. 1948. Devisione della fauna dei terreni fluviolacustri del Valdarno superiore. I cervi fossili della Toscana con particulare riguardo alle specie Villafrachiane. Palaeontographia Italica, 43, Pisa : 45—82.
Azzaroli A. 1965. The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno. Palaeontographia Italica, 59 (n. ser. 29), Pisa : 1—12.
Falconer A. M. 1868. Fauna antiqua Sivalensis, 11 : 472.
Guidi G. 1940. Nuovi resti di Mastodon arvernensis Cr. et Job. del Valdarno in Toscana. Att. d. Soc. nat. memorie, 68, Pisa.
Kretzoi M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer übersicht der gesamten Fauna. Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung., 31, Pars geol. etc., Budapest.
Lehman U. 1957. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). Mitt. Geol. Staatsinst Hamburg, 26 : 60—99.
Viret M. J. 1954. Les loess á bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens. Nouv. arch. du mus. d'Hist. natur. de Lyon, fasc. IV : 1—201.

V. S. Baigusheva

FOSSIL TERIOFAUNA OF THE LIVENTZOVKA SAND-PIT

SUMMARY

Early-antropogenic deposits of the north-eastern coast of the Azov Sea contain abundant bone remains of the Khapry faunistic complex. More than 1000 bone remains were found in the Liventzovka sand-gravel pit. Fossil bones are deposited here in the bed facies of the fluvial alluvium. It was found aut that the existence and death of animals and the deposition time of Khapry sands are coeval. The paper contains a list of 65 species belonging to the Khapry complex from the Liventzovska sand-pit. Remains represented by Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla and Artiodactyla are described.

Sands and faunistic remains from Liventzovska and other adjacent localities of the northern coast of the Azov Sea are correlated with upper Levantin beds of high terraces of southern Moldavia, south-western Ukraine, 1st horizon of Saratovskaja village on the Psekups river and indicate late Pliocene time, «akchagyl» according to Caspian stratigraphy.

Analysis of the paleoecology of the Khapry fauna suggests that the landscape of the ancient coast of the Azov Sea was a steppe plain cut by river valleys of meridian direction with flood-plain forests, meadows and swamps. The climate was temperate warm with hot summers and almost snowless winters.

Н. К. Верещагин и А. И. Давид

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЭПОХИ ОТЛОЖЕНИЙ ТИРАСПОЛЬСКОГО ГРАВИЯ

Стратиграфия и тафономические заметки . . 30
Видовой состав и численность остатков зверей 35
Морфологические замечания 37
Фаунистические и стратиграфические сопоставления 41
Литература 42

Остатки млекопитающих из гравийных карьеров близ Тирасполя на р. Днестре описывались в работах М. В. Павловой (1906, 1910, 1925), В. И. Громовой (1932, 1935, 1949), В. И. Громова (1948), И. Г. Пидопличко (1954), Н. К. Верещагина (1957, 1959, 1961), А. И. Давида (1962—1966), И. А. Дуброво (1963) и др.

В данной работе дается обзор всех описанных ранее и новых материалов, хранящихся в фондах Московского геологоразведочного института, Зоологического института АН СССР в Ленинграде, Палеонтологического музея Одесского университета, Молдавской Академии наук в Кишиневе, Украинской Академии наук в Киеве.

СТРАТИГРАФИЯ И ТАФОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Гравийные отложения, в которых обнаруживаются остатки млекопитающих, образуют ныне пятую террасу левого берега Днестра близ города Тирасполя на высоте около 60 м над меженным уровнем реки (рис. 1).

Типичный разрез этих отложений имеется в карьерах Колкотовой балки (рис. 2). Здесь прослеживаются следующие слои (сверху вниз).

Слои	Мощность (в м)
1. Покровные лессовидные суглинки и глины	0—1.0
2. Песок белый, слоистый, с обломками раковин *Viviparus tiraspolitanus* Pavl., *V. aethiops* Parr., *Planorbis planorbis* L., *Unio kungurensis* Ros., *U. grassus* Retz.[1]	1.8
3. Гравий с песком и остатками раковин *Viviparus tiraspolitanus* Pavl., *V. romaloi* Cob., *Unio batavus*, *Corbicula* sp., *Cyclax rivicola* Leach. Обильны кости млекопитающих	2.0
4. Гравий косослоистый, с раковинами *Unio littoralis* Lam., *Viviparus tiraspolitanus* Pavl.	1.8
5. Конгломерат с редкими фрагментами раковин *Limnoscapha tiraspolitana* Jatz., *Viviparus* sp.	1.6

[1] Остатки моллюсков определены А. Л. Чепалыгой (1962).

6. Зеленоватые илистые глины с редкими обломками раковин *Viviparus* sp., *Unio* sp. и др. 0.30
7. Гравий с прослойками песка и с раковинами *Limnoscapha tiraspolitana* Jatz., *Melanopsis* sp., *Viviparus* sp., *Unio axiacus* Let. и костями млекопитающих . . . 1.8
8. Песок белый, мелкозернистый . . . 1.2
9. Глина зеленая, мэотическая . . . мощность неизвестна



Рис. 1. Песчано-гравийная толща в Колкотовой балке.
Фот. К. А. Татаринова, 1967.

Экологическая природа названных пресноводных моллюсков частично речная, частично — озерно-лиманная.

Характер отложений 10-метровой гравийной толщи и механического состава с наличием галек диаметром 20—80 мм и конгломератов свидетельствует о значительных скоростях течения и о сменах его режимов от нулевого, существующего в дельтах, до 1.5 м в секунду.

Тонкий слой иловатых супесей и глин шестого горизонта, вероятно, лиманного происхождения. К югу мощность этого слоя возрастает, а к се-

веру уменьшается. В древности здесь, очевидно, существовал обширный опресненный лиман Черного моря, северный берег которого проходил в районе Тирасполя. В этот лиман и впадали речные потоки, предшественники Днестра. Лиманные глины однажды перекрыли нижнюю прослойку речного гравия.

Кости млекопитающих встречаются почти во всех горизонтах толщи аллювия, но многочисленнее в гравийных прослойках 3, 4, 7. Они представлены целыми черепами и их обломками, роговыми стержнями бизонов и рогами оленей, фрагментами челюстей, изолированными зубами, позвонками, фалангами, трубчатыми и плоскими костями, их обломками. Вторич-

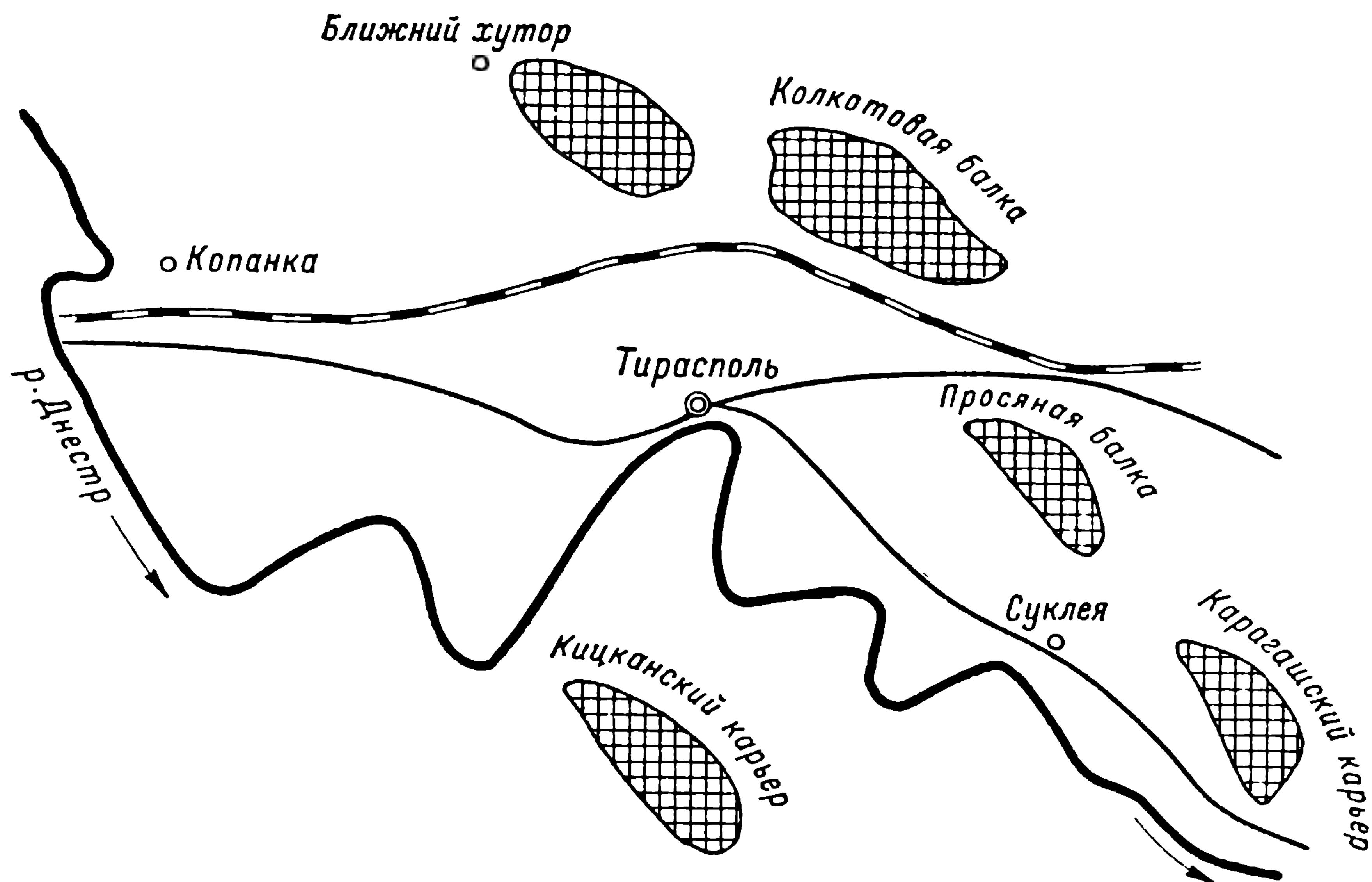


Рис. 2. Расположение песчано-гравийных карьеров в окрестностях Тирасполя.

ная минерализация костей значительная. Имеются фрагменты, окатанные в воде и песке потоков или в волноприбойной зоне водоема. Влажные фрагменты костей, вынутые из слоя, легко разрушаются, разламываются, но после полного высыхания становятся очень прочными. При перекладывании высохших обломков слышен легкий звон, как от обожженной черепицы. Цвет поверхности костей варьирует от грязно-серого и охристого до темно-коричневого, а в свежем разломе — от беловатого до темносерого.

Нередко на поверхности костей ясно выражены темные пятна железисто-марганцевых дендритов, а также прокраска охрой. Эта прокраска идет по щелям и гаверсовым каналам также внутрь кости. Гигроскопичность у основной массы костей почти отсутствует, а удельный вес их больше, нежели у свежей кости. Под лезвием скальпеля кость не дает стружки, а крошится в пыль, которая имеет лишь легкий запах известняка, без примеси запаха сырой кости. Такие признаки характерны для ископаемых костей раннего антропогена.

Физико-химические способы исследования абсолютного и относительного возраста костей из тираспольского гравия показывают следующие результаты.

Прокаливание на остаточный коллаген дает, по исследованиям И. Г. Пидопличко (1952), показатели для костей слонов, носорогов, оленей и бизонов от 862 до 1016, при средней из 18 проб — 945, что соответствует

раннему антропогену и абсолютной датировке (шкалы И. Г. Пидопличко) около 180—200 тыс. лет. Коэффициент прокаливания верхнеплиоценовых костей достигает 1100 и более.[1] По исследованиям лаборатории абсолютного возраста Геологического института АН СССР, анализ полураспада актиния, урана и тория в створках моллюсков указывает (В. В. Чердынцев, доклад, 1966) дату для верхней части тираспольской толщи (рисс-вюрм) 116 тысячелетий, а для нижней (миндель-рисс) — 280 тысячелетий.

Тип сохранности костей характерен для речных отложений. Полезно отметить, что ни следов погрызов хищниками, ни следов ударов, порезов первобытными орудиями на тираспольских костях не известно. Совершенно целых черепов и скелетов крупных или мелких зверей, целых рогов здесь до сих пор не обнаружено. Даже прочные черепа бизонов обычно разломаны и лишены лицевых и базальных частей. Впрочем, большинство этих разломов — обычное следствие поломок размокших в породе костей ковшами экскаваторов.

Лучше сохранились в некоторых случаях нижние челюсти слонов с сидящими в них зубами, осевые черепа и нижние челюсти носорогов, стержни рогов бизонов, штанги и венчики рогов благородных оленей и широколобого лося. Вообще неоднократное перемещение, перемывание в гравии скелетов и распадение их на отдельные кости сомнению не подлежит. При этом были возможны, очевидно, перемещения более древних остатков в верхние гравийные прослойки и наоборот.

Характер и сезон гибели животных и накопления их трупов в аллювии в эпоху существования тираспольской териофауны еще недостаточно ясны. Отсутствие погрызов костей хищниками и грызунами говорит, однако, о том, что большинство скелетных остатков либо попадало непосредственно в воду, либо быстро перекрывалось наносами. Довольно разнообразный, если не сказать «универсальный», набор остатков крупных животных, особенно копытных, создает, далее, представление о какой-то общей и довольно постоянной причине гибели разнообразных по экологии животных близ побережья древнего водоема. Таким водоемом мог быть глубоко вдававшийся залив — лиман Древнего Эвксина, в который впадала серия речных протоков пра-Днестра. Гибли при этом преимущественно взрослые животные в расцвете жизненных сил.

Исходя из современных примеров, можно считать, что такой причиной в долинах рек могли быть катастрофические и неурочные наводнения (водополицы), коварные ледовые условия, когда животные, передвигаясь одиночно или мигрируя массами, тонут, проваливаясь под лед, либо, наконец, катастрофические снегопады и насты, приводящие зверей к истощению от голода и гибели. Замечено при этом, что, несмотря на кажущееся временное обилие пищи, пропорционально гибнут и хищники.

Роль первобытного человека и его охотничьей деятельности в гибели зверей для этого хронологического этапа в древнем Причерноморье не исключена, но следов искусственных расколов костей в изученных материалах и палеолитических орудий в Тираспольском гравии пока не обнаружено.

Если судить по рогам оленьих (широколобого лося, благородного оленя), гибель животных происходила и осенью, и зимой, так как найдены обломки рогов, прочно соединенные с пеньком. Самцы оленей и лосей могли гибнуть в результате истощения после гона при быстром

---

[1] Коэффициент прокаливания — это отношение несгоревшей порции вещества кости к сгоревшей, выраженное в процентах, т. е.

$$\frac{\text{вес зольного остатка пробы кости (в мг)}}{\text{вес выгоревшей порции пробы (в мг)}} \times 100.$$

наступлении многоснежной зимы. Однако 16 из 18 известных нам обломков штанг оленьих рогов, т. е. 88%, представлены самостоятельно отвалившимися (рис. 3, слева). Это указывает на пребывание зверей в период сбрасывания рогов, т. е. поздней осенью и зимой, в угодьях,

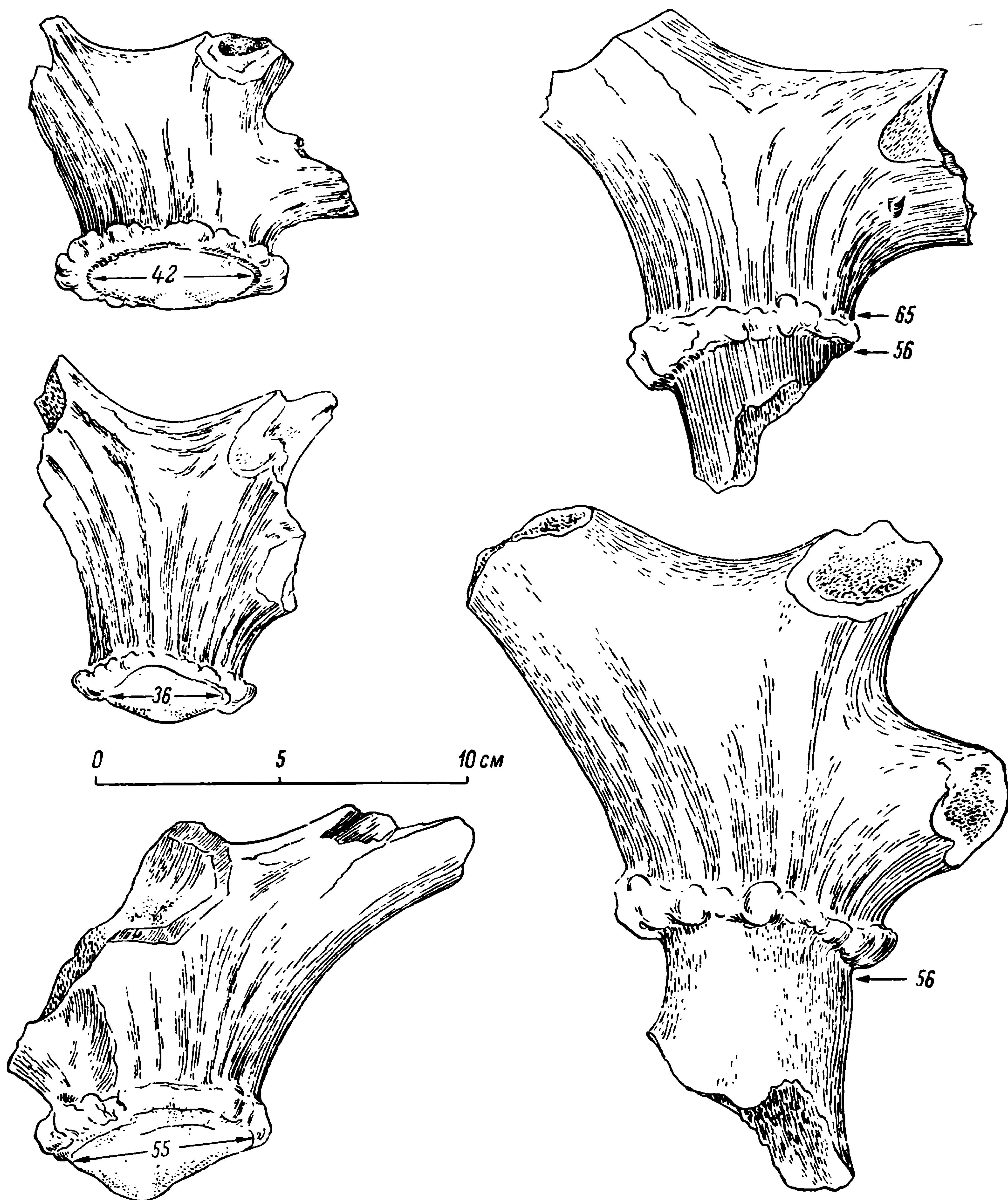


Рис. 3. Характерные фрагменты рогов благородных оленей из тираспольского гравия. Рис. Н. К. Верещагина.

Цифры — диаметры в мм.

покрывавшихся регулярно или спонтанно полыми водами и свежими наносами. Это вполне соответствует и современным привычкам многих видов оленей держаться в пойменных лесах и тростниковых болотах пойм, периодически затапливаемых весной, летом и осенью.

В связи со сказанным нам рисуется картина обширных тростниковых зарослей побережья лимана с протоками и островами, покрытыми зарос-

лями ив, тополей. Ураганные ветры с моря временами нагоняли воду и топили зверей в тростниках, протоках, на островах. Трупы слонов, оленей, носорогов выносились потом в протоки и на мелководье лимана, замывались в жидкий гравий и ил, мацерировались на протяжении многих месяцев. Речные потоки и протоки блуждали затем по дельте, перераспределяя собственные отложения и распавшиеся скелеты в толщах ила и песка. Регрессия моря и тектоника суши приводили позднее к обсыханию древнего лимана, дренажу отложений, врезкам речного русла и образованию террас.

Потребность в строительном песке при прокладке железных дорог в начале XX в. и интерес к ископаемым позволили теперь приоткрыть страничку древней жизни Причерноморья.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ ОСТАТКОВ ЗВЕРЕЙ

Известно (Ефремов, 1950; Верещагин, 1961), что в песчано-гравийном аллювии сохраняются преимущественно кости крупных взрослых зверей. Избирательность остатков по прочности и удельному весу здесь велика. Наши специальные поиски костей разных групп зверей в карьерах Колкотовой балки также не могли уже воссоздать природного соотношения сохранившихся остатков. Тем не менее список видов и цифры, приведенные в табл. 1, позволяют обсуждать характер природы, тип фауны и эпоху захоронения. Здесь учтены более или менее одновозрастные (по типу сохранности) остатки.

Итак, в сборах из тираспольского гравия отсутствуют остатки представителей подклассов однопроходных и сумчатых, а из плацентных — приматов, насекомоядных, рукокрылых и зайцеобразных. В наличных отрядах не обнаружено пока представителей многих семейств и родов: у хищных — виверр, куньих, енотов; у грызунов — тушканчиков, хомяков, сонь; у хоботных — мастодонтов, динотериев; у непарнопалых — тапиров, эласмотериев; у парнопалых — бегемотов, свиней и т. д. Их отсутствие не может быть объяснено только особенностями поведения, препятствующими попаданию скелетов в костеносные слои. Обезьян, мастодонтов и тяготеющих к болотам динотериев, тапиров, бегемотов, очевидно, уже не было в эпоху накопления тираспольского гравия на всем юге Восточной Европы.

В палеозоогеографическом отношении тираспольский комплекс — это ранняя постплиоценовая фауна Средней Европы. Чрезвычайно показательно для нее наличие некоторых плиоценовых пережитков, имевшихся еще и в таманской, и в хапровской фаунах — понтийской винторогой антилопы и этрусского носорога.

По сравнению со списками млекопитающих из песков Зюссенборна и Мосбаха (Kahlke, 1960) здесь отсутствуют (или пока не обнаружены) остатки ряда индикаторных форм — таких как макаки (*Macaca* sp.), красные волки (*Cuon*), кабаны (*Sus scrofa* L.), бегемоты (*Hippopotamus antiquus* Desmarest), северные олени (*Rangifer* sp.), овцебыки (*Praeovibos schmidtgeni* Schertz), зоргелии (*Soergelia elisabethae* Schaub) и др.

В экологическом смысле зарегистрированная группировка видов содержит обитателей широкого набора биотопов — все хищники, слоны, носороги, олени; типичных степняков — суслик, пеструшка, лошади, верблюд, частично бизон; обитателей пойменных водоемов и заболоченных лугов — речной бобр, серая полевка, водяная полевка. Отсутствие относительно теплолюбивых видов, не мирящихся со снеговым покровом и замерзанием водоемов — приматов, тапиров, бегемотов, указывает все же на влияние какого-то похолодания и адаптацию комплекса к холо-

Таблица 1

Состав и число остатков зверей из тираспольского гравия в музеях Москвы, Ленинграда, Кишинева, Одессы, Киева, 1960—1965 гг.

Вид	Число костей	Число особей
Carnivora		
Vulpes sp. — лисица	1	1
Ursus deningeri Reichenau — медведь Денингера	5	5
Crocuta sp. — гиена	1	1
Panthera spelaea Goldfuss — пещерный лев	3	1
Rodentia		
Citellus sp. — суслик	1	1
Castor sp. (cf. *fiber* L.) — бобр	1	1
Mimomys sp. — полевка мимомис	1	1
Microtus cf. *arvalinus* Hinton — полевка серая	1	1
Clethrionomys sp. — полевка красная	1	1
Arvicola (?) sp. — полевка водяная	2	1
Lagurus (*Eolagurus*) aff. *simplicidens* Joung — степная пеструшка	1	1
Microtinae — полевки (ближе не определенные)	6	3
Proboscidea		
Mammuthus trogontherii Pohlig — трогонтериевый слон	280	18
Mammuthus cf. *trogontherii* Pohlig	5	2
Elephantinae (ближе не определенные)	195	—
Perissodactyla		
Equus mosbachensis Reichenau — мосбахская лошадь	24	6
Equus sp.	14	—
Dicerorhinus etruscus Falconer — этрусский носорог	8	3
Dicerorhinus mercki Jaeger — носорог Мерка	3	2
Dicerorhinus sp.	86	—
Artiodactyla		
Camelus sp. — верблюд	1	1
Cervus elaphus fossilis Fischer — благородный олень	247	38
Cervus sp.	64	—
Orthogonoceros verticornis Dawkins — углорогий олень	15	4
Alces latifrons Johnson — широколобый лось	12	4
Alces sp. (cf. *Tamanalces caucasicus* N. Ver.)	1	1
Megaceros sp. — гигантский олень	2	2
Pontoceros sp. — понтийская антилопа	3	2
Bison priscus schoetensacki Freudenberg — бизон Шётензака	160	20

довыносливости. Ландшафты этого района были представлены, очевидно, умеренно-теплой степью с хорошо развитыми галерейными лесами вдоль речных потоков и берегов водоемов.

Изредка в костеносной толще Тирасполя обнаруживаются также остатки рыб, в частности зубы щук *Esox* sp., и более древних зверей: гиппариона (*Hipparion* sp.), лошади Стенона (*Equus stenonis* Cocchi), южного слона (*Archidiscodon meridionalis* Nesti), оленей из группы *Eucla-*

doceros, которые происходят, вероятно, из перемытых виллафранкских, верхнеплиоценовых слоев.

Переотложенными во вторичном залегании следует считать и раковины некоторых левантийских моллюсков, главным образом *Limnoskapha tiraspolitana*, о чем свидетельствует их большая истертость и окатанность.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Лисица. Фрагмент правой нижней челюсти указывает на некрупные размеры вида, мельче плиоценовой лисицы из Одесских катакомб.

Медведь Денингера (табл. I, *1—4*). Стройность челюстей, своеобразная диастема, расположение гипоконида M_1 и остробугорчатость коренных зубов хорошо диагносцируют этот верхнеплиоценовый, ранне-антропогеновый вид. Характерна гибель полувзрослых особей на стадии прорезки коренных нижней челюсти. У современных медведей они режутся в июне—июле, т. е. в полугодовалом возрасте.

Гиена. Пока известна всего одна метакарпальная кость (mtc II) этого зверя, вероятного предка пещерной гиены *Crocuta spelaea* Goldfuss среднего плейстоцена.

Пещерный лев. Впервые берцовая кость (без верхнего эпифиза) этой кошки была обнаружена в этих местах Н. К. Верещагиным в 1957 г., позднее были найдены нижний эпифиз плечевой кости и бедренная кость (табл. I, *5*). В Палеонтологическом музее университета г. Одессы хранится мозговая коробка некрупного льва позднеплейстоценового или даже голоценового типа сохранности костного вещества, с этикеткой «тираспольский гравий». Она происходит, по-видимому, из основания горизонта покровных суглинков или из более низких террас. Приводим размеры трубчатых костей львов из основной гравийной толщи. Бедро: наибольшая длина 342 мм, поперечный диаметр верхнего эпифиза — 82, нижнего — 91 мм. Голень: поперечный (наибольший) диаметр нижнего эпифиза 60 мм.

Речной бобр. О принадлежности к роду *Castor* фрагмента резца свидетельствуют его размеры, поперечное сечение, характер скульптуры эмали и крепления ее края. Бобр — типичный вид позднего кайнозоя средних широт Евразии.

Беличьи и мышевидные грызуны. Специальные поиски остатков мелких грызунов в мелкозернистых фациях тираспольских карьеров только начаты. Обнаружение шести видов в наших первых сборах показало большие перспективы дальнейших поисков.[1]

Трогонтериевый слон. Его остатки известны по многочисленным фрагментам костей разрозненных скелетов. В Кишиневе хранятся три почти целые нижние челюсти, много целых и распавшихся зубов.

Остатки этого слона из тираспольского гравия были описаны вначале под именем слона Вюста — *Elephas Wüsti* M. Pavlova (Павлова, 1910), как формы несколько более древней, нежели *Elephas trogontherii* Pohlig.

В настоящее время в результате критического пересмотра старых коллекций и на основе изучения более обширных новых материалов высказываются соображения об отсутствии реальных отличий тираспольского слона от слона Зюссенборна и Мосбаха (Дуброво, 1963; Давид, 1964).

Приводим некоторые измерения зубов слонов из Тирасполя, сделанные нами на материале музеев Киева, Одессы и Кишинева (табл. 2).

---

[1] Определение изолированных зубов грызунов произведено В. А. Топачевским.

Таблица 2

Характеристика зубов трогонтериевых слонов из тираспольского гравия

Показатели	$\left(Pd\frac{3}{3}\right) M\frac{3}{3}$		$M\frac{4}{4}$		$M\frac{5}{5}$		$M\frac{6}{6}$	
	n	lim	n	lim	n	lim	n	lim
Наибольшее число эмалевых карманов	$\frac{1}{1}$	$\frac{7}{6}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{9—10}{7—9}$	$\frac{6}{8}$	$\frac{13—16}{12—15}$	$\frac{8}{11}$	$\frac{17—21}{15—21}$
Число эмалевых карманов (петель) на 10 см	$\frac{1}{1}$	$\frac{8}{7.5}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{7—8}{6.5—7}$	$\frac{12}{14}$	$\frac{5.5—8}{5—7.5}$	$\frac{18}{22}$	$\frac{5—7.5}{5—7}$
Толщина эмали, в мм	$\frac{1}{2}$	$\frac{1.2—1.4}{1.1—1.3}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{1.6—2.2}{1.4—2.6}$	$\frac{14}{20}$	$\frac{1.8—3.3}{1.8—2.3}$	$\frac{10}{23}$	$\frac{2—3.4}{2.0—3.2}$
Ширина коронки, в мм	$\frac{1}{1}$	$\frac{57}{50}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{62—71}{59—68}$	$\frac{12}{14}$	$\frac{79—102}{76—94}$	$\frac{18}{22}$	$\frac{80—114}{78—108}$

Среди некоторых отечественных палеозоологов и геологов-четвертичников (И. Г. Пидопличко, А. П. Москвитин, В. И. Шанцер) бытует также представление, что наряду с остатками трогонтериевого слона в тираспольском гравии имеются и остатки типичных мамонтов. Они якобы одновременны первым. Такие соображения, разумеется, идут вразрез с общепринятой филогенетической линией слонов мамонтового ряда. Зубы мамонтов в тираспольских карьерах нам не попадались и не были обнаружены в просмотренных коллекциях.

Мосбахская лошадь. Единичные зубы, обломки черепа и метаподий лошадей (табл. I, *7*) отнесены к этому номинальному виду на основе размеров, индексов и биостратиграфии.

Этрусский носорог. Впервые указан здесь по обломкам нижней челюсти М. В. Павловой (1925). В последние годы в Колкотовой балке найдены две мозговых коробки, хранящиеся в Академии наук Молдавской ССР, и целый осевой череп — в краеведческом музее Кишинева (Давид, 1966). Черепа характеризуются небольшими размерами, слабым прогибом крыши черепа в профиле, низким затылком, резко выраженной мозолью переднего рога и слабой второго, половинчатой перегородкой носа и небольшими узкими мыщелками. Брахиодонтные зубы с архаическими признаками — эмалевым воротничком и без anticrochete и medifosete (табл. II, *3*). Череп, хранящийся в краеведческом музее Кишинева, неотличим от изображенного у Кальке (Kahlke, 1960) из Мосбахских песков. Промеры этого черепа следующие.

Длина (в мм)

Наибольшая	697
Кондило-базальная	675
Зубного ряда	235
Ряда предкоренных	106
Коренных	126

Ширина (в мм)

Носового вздутия наибольшая	143
Межорбитальная	129
В надглазничных отростках	226
Височного сужения	119
Скуловая	237
Затылка на уровне мыщелков	211

Между наружными углами m^2	189
Отверстия хоан .	57
Затылочного отверстия	54, 55*, 64*
Затылочных мыщелков	132, 142*, 144*
Высота (в мм)	
В области надглазничных отростков	221
Затылка — до нижнего края затылочной дыры	187, 184*, 180*

Примечание. Звездочкой отмечены промеры фрагментов других черепов.

Носорог Мерка. Установлен по фрагментам нижней челюсти. Имеется одна правая нижняя челюсть с зубами (табл. II, *4*). Строение горизонтальной ветви, зубов и восходящей ветви нижней челюсти характерно для носорога Мерка.

Одновременное существование названных двух видов носорогов в северном Причерноморье нуждается в дополнительных подтверждениях и особом исследовании.

Благородный олень. Самый многочисленный вид. Имеются фрагменты черепа, рогов, нижней челюсти и трубчатых костей (табл. III, *1*), размеры которых сильно варьируют. Рога оленей из тираспольского гравия примитивного, т. е. исходного для эляфоидного (*Cervus elaphus*) и вапитоидного (*Cervus canadensis*) типа. Они, как правило, относительно невелики, без кроны, большей частью с двумя сближенными и низко посаженными надглазничными отростками. Наличие таких двух надглазничных отростков имелось в 48% случаев. Возможно, что среди остальных имеются особи другого вида — *C. acoronatus* Beninde.

Углорогий олень. В сборах 1965—1966 гг. из карьеров Колкотовой балки имеются обломки рогов, неотличимые от таковых зюссенборнских и отнесенных Кальке (Kahlke, 1956—1959) к родам *Orthogonoceros* и *Praemegaceros*.

Встречаются в тираспольском гравии и фрагменты рогов каких-то верхнеплиоценовых оленей, возможно, близких к роду *Eucladoceros* (табл. III, *2*).

Еще в старых сборах М. В. Павловой встречались единичные фрагменты огромных рогов оленей, которые были отнесены ею к роду *Megaceros* (рис. 4, *1—3*). Отсутствие лобного отростка рога заставляет относить их также к углорогому оленю.

В эпоху нижнего плейстоцена гигантские олени были, очевидно, малочисленны и стали процветать позднее — в среднем плейстоцене.

Широколобый лось. Впервые этот лось для тираспольского гравия был указан М. В. Павловой (1906, 1925) по находкам мощных и длинных штанг рогов. Теперь имеются новые сборы — фрагменты нижней челюсти, четыре фрагмента стволов рогов и плюсневая кость. Ископаемые остатки широколобого лося на территории СССР встречаются редко и, кроме Тирасполя, известны из нижнеантропогеновых отложений Урала, Западной и Восточной Сибири, Казахстана (Кожамкулова, 1961; Вангенгейм и Флеров, 1965; Яхимович, 1965; Верещагин, 1967). В раннем антропогене Западной Европы этот лось (табл. III, *4—5*) тоже встречался не часто (Azzaroli, 1953; Kahlke, 1956—1959).

Лось, оленелось, ближе не определенный. Имеется фрагмент правой лобной кости с обломком штанги рога (табл. III, *3*). Пенек короткий, у основания уплощен, вентральная поверхность его выпуклая, направлен, как и ствол рога, в сторону, несколько вверх и назад. Надглазничный отросток отсутствует. Размеры крупные, не менее современного лося. По строению и размерам имеется некоторое сходство с образцом из Таманского захоронения № 26004, описанным Н. К. Верещагиным (1957) под именем *Tamanalces caucasicus* N. Ver.

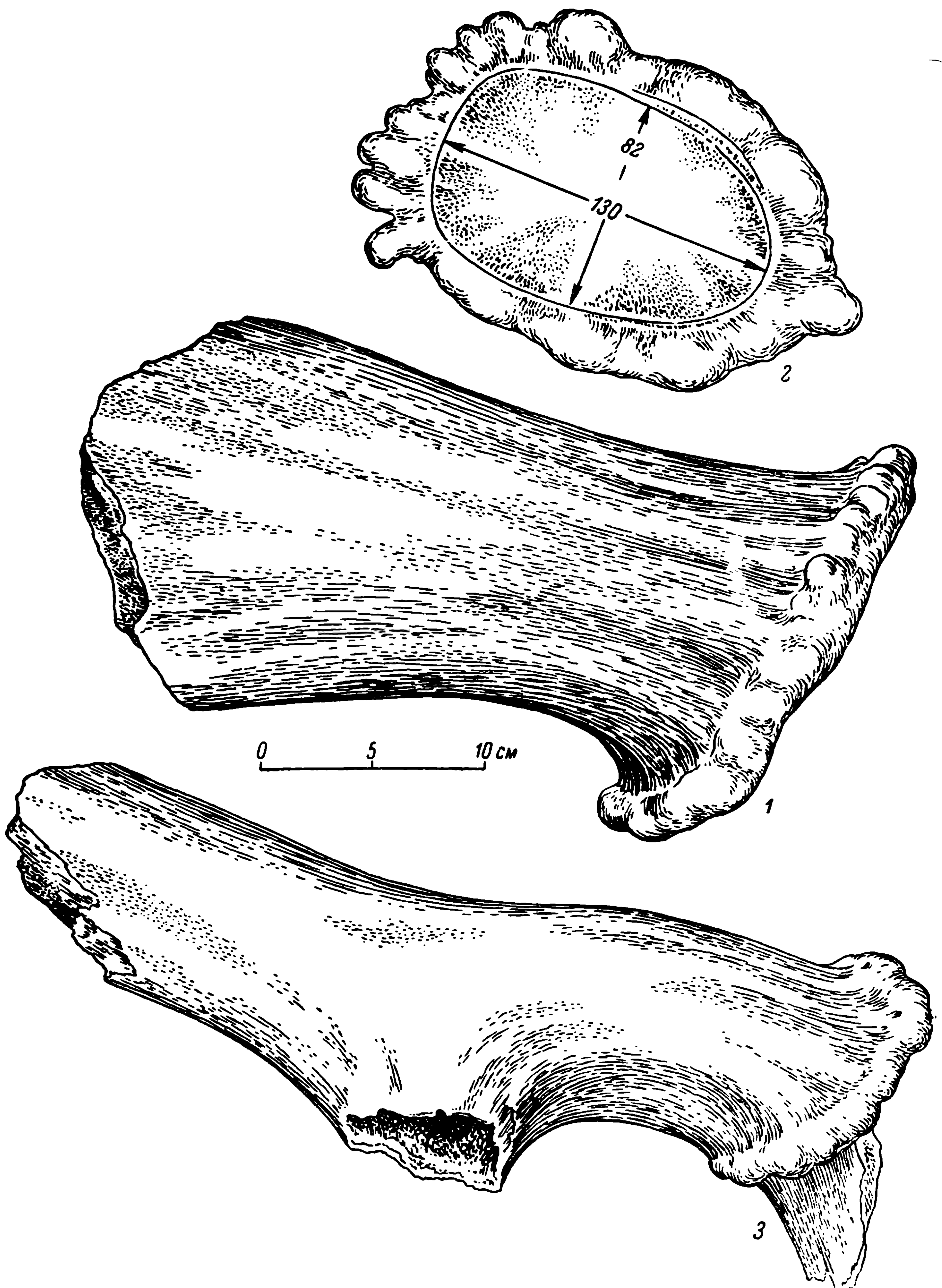


Рис. 4. Обломки рогов оленей из сборов М. В. Павловой. (Московский геологоразведочный институт).

1, *2* — гигантский олень; *3* — углорогий олень.

А н т и л о п а   п о н т и ч е с к а я.[1] Два фрагмента правого рогового стержня с гомонимным типом закручивания обнаружены здесь в 1963 г. (табл. III, *6*). Эти фрагменты были вначале ошибочно описаны как принадлежащие кяхтинскому винторогу (Давид, 1965). Остатки понтических антилоп известны теперь и из хапровских песков на Азовском побережье. Это были стройные животные весом около 70—80 кг, близкие по конституции к африканским винторогим антилопам рода *Tragelaphus*. Этому виду, вероятно, принадлежит и один сильно окатанный фрагмент пясти. Поперечный диаметр диафиза пясти составляет 19 мм, передне-задний — 15.5 мм.

Б и з о н   Ш ё т е н з а к а. По численности остатки бизонов в сборах стоят на третьем месте, после слонов и оленей. Они представлены фрагментами черепов и роговых стержней (табл. III, *7—8*), целыми стержнями, трубчатыми и короткими костями. Изолированные зубы единичны.

Размеры стержней рогов тираспольских бизонов сильно варьируют. Передне-задний диаметр их у края рогового футляра равен 106 (85—120), а длина стержня по хорде — 308 (290—340 мм) для 8 экз. В тираспольском гравии зафиксирован второй (после таманского) этап морфогенеза евразийских бизонов (Верещагин, 1959). Эти бизоны еще не достигли размеров длиннорогих бизонов среднего плейстоцена, но были уже значительно крупнее таманских.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ СОПОСТАВЛЕНИЯ

По составу и этапам морфогенеза (филогенеза) отдельных видов зверей тираспольское местонахождение обнаруживает сходство и близость с местонахождениями в «лесных слоях» (forest-bed) Англии, песками Мосбаха и Мауэра в Германии. От местонахождений у Иокгрима и Зюссенборна оно отличается отсутствием остатков предков «северных» форм — северного оленя *Rangifer* и овцебыка *Ovibos*, *Praeovibos*.

В пределах СССР местонахождения, близкие по возрасту к тираспольскому, находятся на Украине в районе Шутновцы и Ногайска, а в Предкавказье — в карьере Гирей, близ станции Кавказской.

Небольшие различия в составе обнаруженных териокомплексов в этих участках могут объясняться местными тафономическими и палеоландшафтными особенностями.

Исходным и предковым для тираспольского териокомплекса следует считать таманский териокомплекс — известный по местонахождениям на Таманском полуострове у станции Сенной и Синей балки (Верещагин, 1957).

Далеко на востоке в Сибири несколько менее древние костеносные слои озерно-речных песков прослеживаются на реке Селенге у горы Тологой, на Алдане у Мамонтовой горы и на низовой Колыме. Древний териокомплекс последних местонахождений имеет восточно-азиатские и арктические черты. В Тологое присутствует предок сибирского сурка *Marmota* cf. *sibirica*, санменская лошадь *Equus sanmeniensis*; на Колыме — предок овцебыка *Praeovibos*.

Из палеолитических местонахождений в пределах СССР наиболее близки кости (по количеству остаточного коллагена) ашельских слоев пещеры Кударо на Центральном Кавказе. Однако териокомплекс последних специфичен, конечно, для высокогорной страны.

---

[1] Новый род антилопы из верхнеплиоценовых—нижнеплейстоценовых слоев северного Причерноморья описывается авторами и Л. И. Алексеевой особо.

Сопоставление палеонтологических и тафономических фактов для упомянутых здесь костеносных местонахождений позволяет утверждать, что в начале плейстоцена на обширных пространствах Европы и северной половины Азии сформировалась более или менее однотипная териофауна, содержавшая небольшое число позднеплиоценовых пережитков и большинство предковых форм последующего этапа — териофауны среднего плейстоцена.

К упомянутым позднеплиоценовым пережиткам, кончавшим здесь свою жизненную историю, следует отнести: *Dicerorhinus etruscus*, *Alces latifrons*, *Camelus* sp., *Pontoceros* gen. nova, *Orthogonoceros verticornis*.

Большинство остальных представителей тираспольского териокомплекса следует считать прямыми предками позднейших среднеплейстоценовых зверей.

Однотипность условий захоронения костей в озерно-речных наносах позволяет утверждать и наличие общности типов гидрологических режимов в удаленных друг от друга географических районах и значительную синхронность этапов последующей перестройки гидросети.

ЛИТЕРАТУРА

Вангенгейм Э. А. и К. К. Флеров. 1965. Широколобый лось (*Alces latifrons*) в Сибири. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 30 : 166—171.

Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 19—74.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—703.

Верещагин Н. К. 1961. О типологии захоронений остатков наземных позвоночных в четвертичных отложениях. В сб.: Матер. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода, 1 : 374—387.

Верещагин Н. К. 1967. Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком. В сб.: Биология и промысел лося, 3, Россельхозиздат, М. 13—36.

Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Тр. Инст. геол. наук, 64, геол. сер., 17 : 1—524.

Громова В. И. 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии вообще. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 2 : 69—180.

Громова В. И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus*) в СССР. Тр. ЗИН АН СССР, 2 : 77—204.

Громова В. И. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете, ч. I. Тр. ПИН АН СССР, **17**, 1 : 1—373.

Давид А. И. 1962. К истории изучения фауны антропогеновых млекопитающих Молдавии. В сб.: Вопр. экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии, 1, Кишинев : 70—79.

Давид А. И. 1964а. Остатки слонов из антропогеновых отложений Молдавии. Тр. III конф. молодых ученых Молдавии, Кишинев : 13—15.

Давид А. И. 1964б. Ископаемые лошади антропогена Молдавии. Изв. АН Молд. ССР, 7 : 38—51.

Давид А. И. 1965а. Краткий очерк истории фауны млекопитающих Молдавии. Матер. зоол. совещ. по проблеме «Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны европейской части СССР», Кишинев : 49—54.

Давид А. И. 1965б. Остатки винторогой антилопы в Молдавии. Изв. АН Молд. ССР, 5 : 106—107.

Давид А. И. 1965в. Хищные млекопитающие антропогена Молдавии. В сб.: Вопр. экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии, 2, Кишинев : 55—80.

Давид А. И. 1966. Ископаемые носороги антропогена Молдавии. Изв. АН Молд. ССР, 10 : 23—27.

Дуброво И. А. 1963. О систематическом положении *Elephas Wüsti*. Палеонтол. журн., 4 : 96—102.

Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. I. Тр. ПИН АН СССР, 24 : 1—176.

Кожамкулова В. С. 1961. Парнокопытные (*Artiodactyla*) как показатели ландшафтной обстановки прошлых эпох антропогена. Матер. 11-й конф. по проблеме «История фаун и среды их обитания», Инст. зоол. АН Укр. ССР, Киев : 56—63.
Павлова М. В. (Pavlow M.). 1906. Selenodontes posterrtiares de la Russie. Mem. Acad. S.-Petersbourg, 20.
Павлова М. В. 1910. Послетретичные слоны из разных местностей России. Ежегодник по геол. и минерал. России, 2, 6—7 : 167—174.
Павлова М. В. 1925. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губернии. Мемуары геол. отд. Общ. любит. естеств., антропол. и этнограф., 3 : 5—74.
Пидопличко И. Г. 1952. Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Изд. АН Укр. ССР, Киев : 3—89.
Пидопличко И. Г. 1954. О ледниковом периоде, вып. 3. Изд. АН Укр. ССР, Киев : 1—217.
Чепалыга А. Л. 1962. О четвертичных террасах долины Нижнего Днестра. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 27 : 42—55.
Яхимович Н. Н. 1965. Остатки млекопитающих из антропогеновых отложений Южного Урала. В кн.: Антропоген Южного Урала. Изд. «Наука» : 229—238.

Azzaroli A. 1953. The Deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk. Bull. British Museum (Natural History), geol., 2, 1.
Khalke H. D. 1956—1959. Die Cervidenreste aus den altpleistozänen aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar, I—III. Berlin: 547—610.
Khalke H. D. 1960. The early middle pleistocene mammalian fauna of Süssenborn. Anthropos. Mammalia Pleistocaenica. I. Vydává Moravske museum v Brne : 77—100.

N. K. Vereshchagin and A. I. David

MAMMALS OF THE AGE OF THE DEPOSITS OF TIRASPOL GRAVELS

SUMMARY

The alluvial thickness of the fifth terrace of left bank of the Dnister river near Tiraspol dates back to the early Pleistocene. At present the remains of 29 to 30 large and small mammals are known from its gravel and sand strata. The indicator species of the Tiraspol gravel are *Mammuthus trogontherii* Pohlig, *Alces latifrons* Johnson, *Bison schoetensacki* Freudenberg.

The death and burying of the remains of beasts are supposed to have happened in the districts near the mouth of the Pra-Dniester during the sudden winds from the sea.

In the stratigraphical sence the Tiraspol thickness is comparable with the sands of Mosbach and Süssenborn in the Western Europe and with the Tologoy locality in the Eastern Siberia—Zabaikalje.

И. Е. Кузьмина

ФОРМИРОВАНИЕ ТЕРИОФАУНЫ СЕВЕРНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ АНТРОПОГЕНЕ

Введение 44
Обзор местонахождений и видовой состав костных остатков 48
Тафономические замечания 61
Относительный и абсолютный возраст костеносных местонахождений Северного Урала 62
Морфологические особенности некоторых видов млекопитающих по остеологическим данным 63
Позднеантропогеновый териокомплекс и пути его преобразования 108
Соотношение численности популяций некоторых зверей 113
Заключение 114
Литература 116

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени история происхождения териофауны Урала оставалась малоизученной. Хороших палеонтологических материалов из кайнозойских отложений этой страны не было.

В задачу данной работы входило на основании палеонтологических документов выяснить: 1) состав фаунистических комплексов млекопитающих Северного Урала в плейстоцене и голоцене; 2) сделать хотя бы приблизительные выводы о климате и ландшафте Северного Урала в прошлом; 3) проследить эволюцию ареалов отдельных видов за относительно большой отрезок времени, так как новые палеонтологические данные могли бы изменить взгляды зоогеографов, сложившиеся на основании изучения современного состава птиц и зверей.

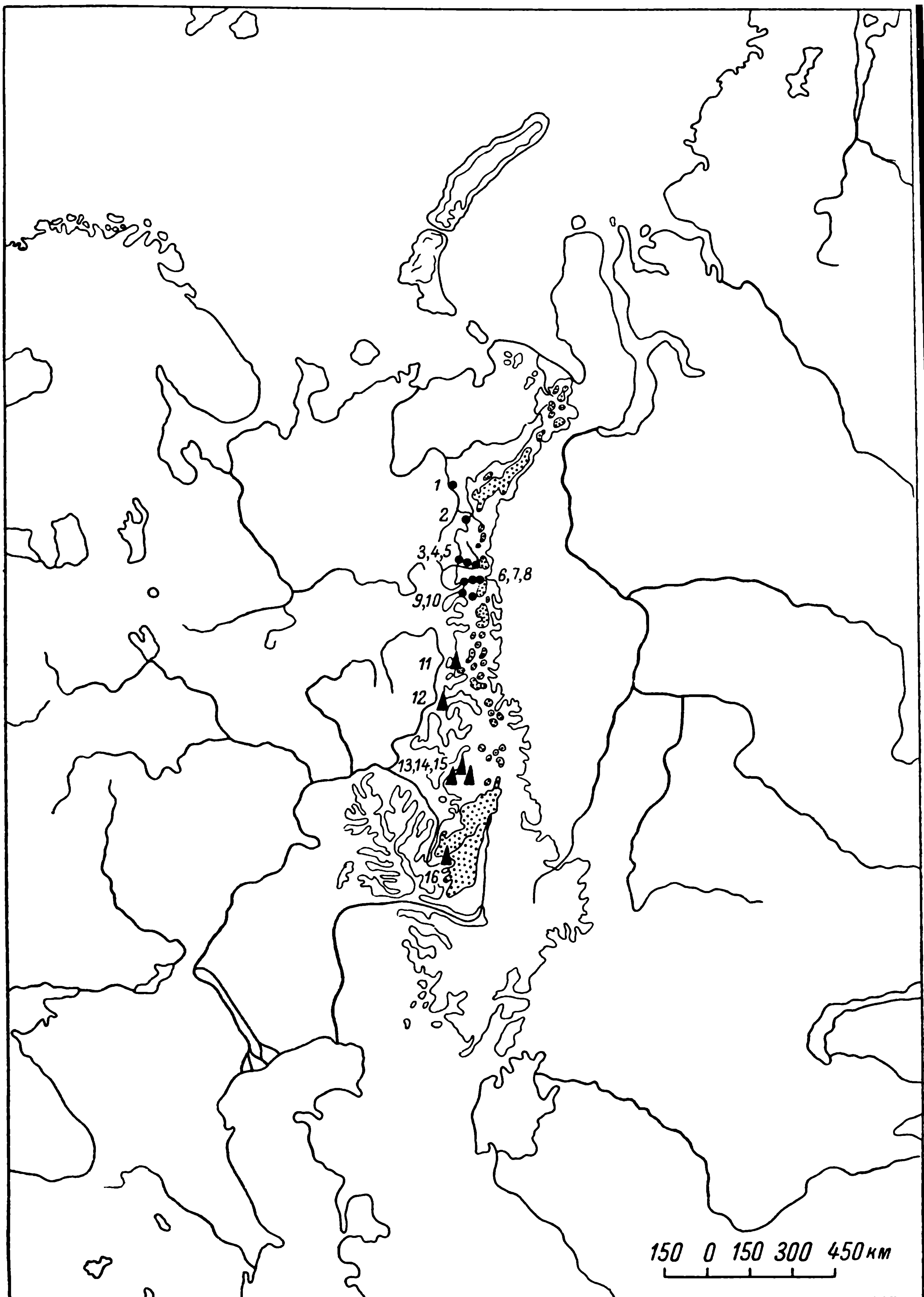
Изучение Северного Урала зоологами началось со второй половины XVIII в. исследованиями П. С. Палласа (1786) и было продолжено И. И. Лепехиным (1822), В. Н. Латкиным (1853), А. Шренком (1855), И. Ф. Брандтом (1856). Большие материалы были собраны К. К. Флеровым (1927, 1929, 1930, 1933), С. В. Лобачевым (1932), Л. А. Портенко (1937). С организацией Печоро-Илычского заповедника проведены исследования по экологии, динамике численности и размещению основных промысловых видов Печорской тайги (Кнорре, 1939—1959; Донауров, 1947; Теплов и Теплова, 1947—1960; Юргенсон, 1947; Остроумов, 1949; Язан, 1959, 1961а, 1961б; Сокольский, 1961). Современный состав фауны Среднего и Южного Урала известен из работ Е. М. Воронцова (1959), В. А. Попова (1960), С. В. Кирикова (1935—1966) и многих других.

В настоящее время на Северном Урале расстилается глухая тайга из ели, пихты и сосны с примесью березы, осины и ольхи. Наиболее характерными представителями животного мира являются волк, лисица, куница, соболь, росомаха, бурый медведь, белка, заяц-беляк, красная и красно-серая полевки, лось, северный олень, глухарь, рябчик, тетерев, различные утки и другие птицы.

Уральские горы представляют естественную климатическую и орографическую границу, однако различные авторы оценивали ее биогеографическую роль различно. М. А. Мензбир (1934) и И. И. Пузанов (1938) считали Урал границей между Европейской и Урало-Сибирской зоогеографическими провинциями, а Л. А. Портенко (1937) — границей подпровинций Европейско-Сибирской подобласти. Это разделение, как известно, вызвано тем, что в Урало-Сибирской провинции преобладают сибирские элементы фауны: соболь, колонок, бурундук, более темная раса северного оленя, белокрылый клест, четырехпалый тритон; а для Европейской провинции характерны заменяющие их виды — лесная куница, лапландская раса северного оленя и клест-сосновик.

Из-за недостаточности палеонтологических данных четвертичная история фауны Евразии в целом и Урала в частности вырисовывалась в самых общих чертах. Большинство зоогеографов — М. А. Мензбир (1934), П. В. Серебровский (1935), В. Г. Гептнер (1936) и И. И. Пузанов (1938) — связывали ее развитие с наступлением и отступанием ледников. Предполагалось, что надвигавшийся ледник занимал всю северную половину Урала и вытеснял животных к югу, а в межледниковые фазы происходили обратные сдвиги (Гептнер, 1936). П. В. Серебровский (1935) считал, что отсутствие местных эндемичных видов и подвидов на Урале и в таежной зоне Западной Сибири служит доказательством мощного оледенения этих областей, бывшего относительно недавно, вероятно в вюрмское время. Он предполагал также, что по краям ледниковых областей располагалась тундровая фауна, которая выработалась из элементов весьма различного происхождения (Серебровский, 1935). По мнению И. И. Пузанова (1938), для последней стадии оледенения были характерны типичные представители холодолюбивой фауны — мамонт, волосатый носорог, северный олень, песец, овцебык. Одновременно с ними существовала холодолюбивая флора из карликовой березы, полярной ивы и других растений, что позволяло сделать вывод о надвигавшейся тундре. Е. М. Воронцов (1959) рассматривал Урал как огромную стацию переживания для представителей териокомплекса Восточной Европы в эпохи оледенения, который с отступанием ледника превращался в очаг расселения зверей как в сторону Восточной Европы, так и в сторону Западной Сибири.

До последнего времени геологи предполагали, что в четвертичном периоде Уральский хребет неоднократно перекрывался толщами льда, поэтому фауна межледниковых эпох уничтожалась, а осадочные породы вместе с ископаемыми остатками костей уносились надвигавшимся ледником. Предполагалось, что и последнее, валдайское, оледенение перекрывало Северный Урал (Варсанофьева, 1940). Поэтому палеонтологические исследования велись прежде всего на Среднем и Южном Урале (Громов, 1948; рис. 1). На основании этих исследований было установлено, что фауна Среднего и Южного Урала менялась от теплолюбивой степной начала плейстоцена к холодолюбивой арктической во второй половине среднего и первой половине позднего плейстоцена (Шергина, 1951; Дуброво, 1966). В позднем плейстоцене отмечался «смешанный» характер фауны из видов, типичных для эпохи оледенения: мамонта, шерстистого носорога, песца и северного оленя вместе со степными (тушканчик, сурок, суслик, сайга) и лесными (лось, белка) видами. Таким образом, Южный Урал рассматривался как убежище, где сохранились



А Б В Г

Рис. 1. Местонахождения костей позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих на Урале.

А — Северный Урал. *1* — р. Средняя Печора, Бызовая; *2* — р. Подчерем, грот Б. Дроватница; р. Илыч: *3* — пещера Ажурная, *4* — грот Фигурный, *5* — Аньюская пещера; р. Верхняя Печора: *6* — Канинская пещера, *7* — Медвежья пещера, *8* — ниша филина; р. Унья: *9* — Первокаменная и *10* — Уньинская пещера. *Б* — палеолитические стоянки Среднего и Южного Урала. *11* — Киселовская пещера; *12* — стоянка Талицкого; *13* — Бурановская пещера; *14* — Ключевая пещера; *15* —Усть-Катавская пещера; *16* — Каповая пещера. *В* — изогипса 200 м. *Г* — изогипса 500 м.

и выжили виды, вытесненные с севера Русской равнины двигавшимся ледником (Карачаровский, 1951). Напротив, И. Г. Пидопличко (1954) считал, что Урал был свободен от оледенений и потому ядро таежной териофауны Урала, в которое он включал садовую соню, белку, лесную куницу, барсука, выдру и ряд других видов зверей и птиц, сохранилось с плиоцена.

В отношении Северного Урала палеонтологические сведения были еще скромнее. Первое упоминание об ископаемых костях млекопитающих можно найти у Э. Д. Гофмана (1856), откопавшего из внутренних ходов Уньинской пещеры кости медведя, более крупного, чем современный. Позже было установлено, что им были извлечены кости пещерного медведя.

Затем Ф. И. Чернышев (1891) в связи с работами на Тиманском кряже обнаружил кости мамонта, залегавшие in situ, и тщательно описал условия их нахождения. В. И. Смирнов (1937) указал места находок крупных ископаемых костей носорога, зубра, овцебыка и мамонта на территории севера и северо-востока европейской части Союза по материалам краеведческих музеев.

Через двадцать лет появилось предварительное сообщение Н. К. Верещагина (1957б) о позднечетвертичных млекопитающих Северного Урала, сделанное на основании раскопок в пещере у г. Кизел. В связи с необходимостью геологического обоснования проектов гидросооружений Печоро-Камского водораздела и возможности затопления некоторых участков долины Печоры Коми филиалом АН СССР и Гидропроектом были предприняты специальные геоморфологические и археологические исследования. В результате этих работ начиная с 1959 г. в верховьях р. Печоры были обнаружены обильные костные остатки млекопитающих какой-то позднеледниковой или межледниковой эпохи, и обсуждение истории фауны и ландшафтов этого периода для Северного Урала сразу получило документальную основу.

Данная работа — результат семилетних исследований териофауны на основании массовых сборов костей позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих. В ней прослежены поздние этапы истории четвертичной фауны Северного Урала — от позднего плейстоцена до современности — и дано описание остатков некоторых видов млекопитающих с учетом их морфологической изменчивости.

Использованные в работе палеонтологические материалы собраны главным образом на западных склонах Северного Урала, в пещерах и нишах карстового происхождения, расположенных в долинах и ущельях р. Печоры и ее притоков.

Сборы сделаны сотрудниками Коми филиала АН СССР Б. И. Гуслицером и В. И. Канивцом. Летом 1961 г. я приняла участие в раскопках Медвежьей пещеры на Верхней Печоре, а в 1965 г. — на стоянке у с. Бызовая на Средней Печоре. Всего обработано свыше 110 тысяч костей, определение которых проведено с помощью остеологических коллекций Зоологического института АН СССР.

Все собранные материалы хранятся в Зоологическом институте АН СССР, за исключением небольшого количества костей, представленных для экспозиции и фондов Республиканского краеведческого музея Коми АССР в Сыктывкаре.

Пользуясь случаем, приношу свою искреннюю благодарность Н. К. Верещагину, при постоянном руководстве которого выполнена данная работа, Б. И. Гуслицеру и В. И. Канивцу, предоставившим мне свои палеонтологические сборы, и многим другим лицам, оказавшим содействие в экспедициях и при лабораторной обработке материала.

ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ И ВИДОВОЙ СОСТАВ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ

Уральский хребет простирается с севера на юг почти на 2000 км. Его принято делить на Полярный с Приполярным, Северный, Средний и Южный.

С запада на восток Урал делится на Приуралье, Уральские горы и Зауралье. Принятое в работе название всей исследованной территории «Северный Урал» нужно понимать широко, а не только как собственно Уральские горы. Сюда же следует относить и Приуралье. Зауралье на широте Северного Урала практически не выражено, так как за круто обрывающимися на востоке горами сразу начинается Западно-Сибирская низменность.

Исследованный район ограничивается с севера стоянкой у с. Бызовая, находящейся на правом берегу Средней Печоры на широте горного массива Сабля. Южная часть изучаемой территории занята в настоящее время Печоро-Илычским заповедником (Троицко-Печорский и южная часть Печорского района Коми АССР).

Р. Средняя Печора. Стоянка Бызовая

В среднем течении Печоры, на правом ее берегу, в 50 км выше ст. Печоры и в 2 км выше с. Бызовая, обнаружена стоянка палеолитических охотников.

Тридцатипятиметровая терраса правого берега сложена глинистыми галечниками, перекрытыми сверху желтыми песками. Стоянка расположена открыто на высоте 12 м от уреза воды. Небольшой ручеек и разработанный им овражек, по-видимому, вскрыли стоянку, так как на берегу Печоры неоднократно находили кости мамонта. Первые сборы были сделаны в 1961—1962 гг. Е. М. Тимофеевым, геологом Гидропроекта. Он собрал 422 кости, принадлежавшие преимущественно мамонту. Среди них была одна лучевая северного оленя и обломок большой берцовой белого медведя (по определению Э. А. Вангенгейм).[1]

В октябре 1963 г. комплексный геолого-археологический отряд Коми филиала АН СССР начал раскопки, которые были продолжены в 1964—1965 гг. (Гуслицер и др., 1965). За первые два года вскрыта площадь 45 м^2. Глубина раскопа колебалась от 2.5 до 5.0 м.

Кроме нуклеусов, кремневых отщепов и других изделий палеолитического человека, найдены многочисленные остатки мамонта, а также тазовая кость волка, верхний коренный зуб лошади и обломки рогов северного оленя (табл. 1).

Крупные кости конечностей мамонта — тускло-серого цвета. Они сохранились почти целиком. Добыто также много мелких фрагментов ребер, раздробленных трубчатых, обломков черепа и бивней. Отдельные обломки бивней достигали 98 см длины и 26—40 см в обхвате. Они сохранились значительно хуже трубчатых костей. Большинство из них проросло корнями растений и расслоилось на тонкие чешуйки. Кости принадлежали по меньшей мере двадцати животным различного пола и возраста: крупным самцам, еще не вполне закончившим свой рост; взрослым самцам, самкам и молодым особям различного возраста.

Основное количество костей было вскрыто в 1964 г. Раскопки 1965 г. добавили еще несколько сотен обломков костей мамонта, плечевую волка, лучевую носорога и десять костей северного оленя. Расположение костей на стоянке напоминало скопления костей мамонтов в Мезени или в Костенках.

[1] Подтверждения этого диагноза нет, так как найденная кость, по-видимому, утеряна в ГИНе. Поэтому в дальнейшем значение этой важной находки не обсуждается.

Таблица 1

Видовая принадлежность и количество костных остатков млекопитающих на стоянке Бызовая (по раскопкам 1963—1966 гг.)

Вид	Число костей	Число особей
Волк	2	2
Мамонт	2051	21
Лошадь .	1	1
Шерстистый носорог	1	1
Северный олень	12	3
Всего	2067	28

Примечание. Здесь и далее число особей подсчитывалось в пределах всего слоя по максимальному количеству одинаковых обломков одноименных костей правой или левой половины туловища. Учитывался также возраст отдельных животных. Поэтому приведенные цифры являются минимальными. Число особей мышевидных грызунов определено по нижним челюстям.

Р. Подчерем. Грот Б. Дроватница

Осенью 1965 г. в районе нижнего течения р. Подчерем Б. И. Гуслицер обследовал большой грот, находящийся вблизи устья ручья Большая Дроватница. При рытье шурфа от поверхности до глубины 1.5 м обнаружен слой щебенки, причем уже на глубине 30 см залегали кости пещерного медведя и овцебыка. Глубже найдены кости волка, песца, соболя, зайца, лошади и других позднеплейстоценовых животных. На глубине от 1.8 м до 2.2 м встречен слой мерзлого грунта со льдом, где также найдены кости лошади, овцебыка и северного оленя (табл. 2).

Таблица 2

Видовая принадлежность и количество костных остатков животных из Б. Дроватницкого грота (р. Подчерем)

Вид	Число костей	Число особей
Волк	1	1
Песец .	3	1
Пещерный медведь	15	1
Соболь	11	1
Заяц	11	2
Мамонт	1	1
Лошадь .	15	2
Шерстистый носорог	1	1
Северный олень	17	2
Овцебык .	8	3
Птицы, ближе не определенные .	3	—
Рыбы, ближе не определенные .	1	—
Неопределимые обломки	19	—
Всего	106	15

В самом поверхностном слое, кроме того, обнаружены две кости зайца, два обломка черепа и пять костей посткраниального скелета птиц. Судя

по их сохранности, кости попали в щебенку совсем недавно, и потому они не включены в список плейстоценовых животных обследованного грота.

Кости позднеплейстоценовых животных довольно темные, желто-коричневого цвета. Костная ткань не разрушается от прикосновения. Все обломки имеют острые грани, следов окатанности нет. Из них выделяется один обломок трубчатой кости, по-видимому, северного оленя. Он черного цвета и имеет заглаженные края. Возможно, что он использовался палеолитическими охотниками в качестве скребка при обработке шкур.

Р. Илыч. Пещера Ажурная

По р. Илычу в 1963 г. был обследован ряд пещер. Одна из них, Ажурная, расположена на левом берегу р. Илыча, в 2 км выше дер. Аньюдин, на высоте 34 м над уровнем воды. Пещера в виде небольшого грота — 8 м в длину, 4 м в ширину и 3 м в высоту (Гуслицер и Канивец, 1965). Шурф вскрыл слой бурого суглинка, залегающего в основании отложений и содержащего кости разнообразных животных (табл. 3).

Таблица 3

Видовая принадлежность и количество костных остатков млекопитающих в пещере Ажурная (р. Илыч)

Вид	Число костей	Число особей
Лисица	1	1
Песец	1	1
Заяц	1	1
Мамонт	4	1
Лошадь	6	2
Носорог шерстистый	2	2
Северный олень	22 *	1
Бизон	2 *	1
Неопределимые обломки	33	—
Всего	72	10

* В работах В. И. Канивца (1964), Б. И. Гуслицера и В. И. Канивца (1965), пользовавшихся копиями моих списков определений костей, по неясным причинам приведены другие цифры.

Костная ткань обломков плотная, желтого цвета со слабыми пятнами прокрашивания солями железа или марганца, в разломе светло-желтая, без отложения солей. Изредка на костях встречается «мраморный» рисунок, состоящий из чередования темноокрашенных и светлоокрашенных участков. Такого цвета кости наиболее часто встречались в позднеплейстоценовых слоях Канинской пещеры (см. далее). Основное количество костей очень похоже на кости из бурого суглинка Медвежьей пещеры, датируемого также поздним плейстоценом.

Р. Илыч. Грот Фигурный

Рядом с пещерой Ажурной, на высоте 41 м от поверхности реки, находится грот Фигурный. Он заполнен четвертичными отложениями, достигающими полутораметровой толщины. В 1963 г. Б. И. Гуслицером и В. И. Канивцом были заложены два шурфа, из которых извлечены кости млекопитающих 8 видов (табл. 4).

Таблица 4

Видовая принадлежность и количество костных остатков млекопитающих грота Фигурный (р. Илыч)

Вид	Шурф № 1		Шурф № 2		Всего	
	число костей	число особей	число костей	число особей	костей	особей
Лисица	1	1	—	—	1 *	1
Медведь пещерный	—	—	1	1	1 *	1
Заяц	1	1	—	—	1	1
Лошадь	46	2	2	2	48	4
Носорог шерстистый	2	1	3	1	5	2
Северный олень	6	1	2	1	8 *	2
Овцебык	—	—	1	1	1 *	1
Бизон	4	1	4	1	8 *	2
Неопределимые обломки	31	—	9	—	40	—
Итого	91	7	22	7	121	14

* См. примечание к табл. 3.

Сохранность костного вещества и его окраска одинаковы для костей из обоих шурфов. Они или желтые, немного темнее цвета свежей кости, или с небольшой примесью серого оттенка. Отложения солей в виде мельчайших черных точечек не создают больших пятен прокрашивания или общего темного фона.

Р. Илыч. Пещера Аньюская

На реке Ань-ю, левом притоке Илыча, в 1963 г. обследована пещера. Из шурфа, заложенного в ней, добыты ископаемые кости (табл. 5).

Таблица 5

Видовая принадлежность и количество костных остатков млекопитающих пещеры Аньюская (р. Илыч)

Вид	Число костей	Число особей
Медведь пещерный	1	1
Мамонт	7 *	1
Лошадь	3	2
Носорог шерстистый	1	1
Северный олень	9	1
Неопределимые обломки	3	—
Всего	24	6

* См. примечание к табл. 3.

Большинство из них серо-палевого цвета. Некоторые сильно пропитаны солями железа и марганца, так что получается «мраморный» рисунок. Обломок локтевой пещерного медведя и малой берцовой костей носорога темного, буро-коричневого цвета с черными пятнами прокрашивания.

Р. Уньа. Уньинская пещера

Наиболее подробно были изучены благодаря тщательным раскопкам пещеры Верхней Печоры и Уньи.

Уньинская пещера находится в 118 км от с. Усть-Унья вверх по течению Уньи, на правом ее берегу. Пещера расположена на высоте 6 м от поверхности воды и легко доступна. Она состоит из входного грота и системы внутренних ходов. Длина грота 17.5 м, ширина 4—9 и высота от 4.3 у входа до 1.7 м при переходе во внутренние ходы.

Впервые упоминается об этой пещере в отчете Э. Гофмана (1856). Э. Гофман в 1847 г., поднимаясь вверх по Печоре и Унье, осмотрел пещеру. В одном из боковых ходов был заложен шурф «не более как полтора фута в глубину» и откопано много «берцовых костей, позвонков, ребер и других мелких костей, принадлежавших разным медвежьим индивидуумам». Дальнейшая судьба этих сборов неизвестна.

Позднее геологи и археологи Е. С. Федоров, А. А. Спицын, Н. А. Прокошев, В. А. Варсанофьева (Канивец, 1962) неоднократно возвращались к этой пещере. В 1957 г. пещера была обследована Б. И. Гуслицером, который подробно осмотрел ее и составил план ходов, достигавших 390 м длины. Им было заложено два шурфа. Строение разреза оказалось очень сходным с осадками, слагающими пол Медвежьей пещеры (Гуслицер, 1959).

При раскопках обнаружены три нижние челюсти, тазовые и бедренные кости двух взрослых пещерных медведей, а также плечевые кости и нижние челюсти медвежат разного возраста. Длина костей без эпифизов от 13 до 18 см. Нижние челюсти с прорезывающимися вторыми коренными зубами. Перечисленные кости принадлежат минимум 5 особям. Если скорость прорезывания зубов пещерного медведя соответствует подобному процессу у бурого, то медвежата погибли в возрасте полутора лет, т. е. во время зимней спячки.

Детальнее пещера была раскопана в 1959 г. под руководством В. И. Канивца. Площадь раскопа составила 44 м². Судя по археологическим данным, пещера посещалась людьми от II тыс. до н. э. до IV—XIII вв. н. э. (Канивец, 1962, 1964). В средние века она несомненно служила святилищем, так как было найдено место большого кострища с многочисленными костями животных и наконечниками стрел. Возможно, что и в более ранее время, в эпоху бронзы, пещера была местом свершения ритуальных церемоний. Постепенно в отложениях пещеры скопилось большое количество костей млекопитающих, птиц и рыб, позволяющих получить представление о животном мире этого края в относительно недалеком прошлом.

Бо́льшая часть грота, где находился раскоп, сложена серым и серопалевым щебенчатым суглинком. Мощность слоев колебалась от 30 до 80 см. На участке раскопа, выходящего за пределы грота, серые суглинки прикрыты слоем гумусированной почвы со следами кострища. Таким образом, ритуальный огонь горел перед входом в грот. Глубже всего залегал желтый, желтовато-серый суглинок мощностью 1.0—1.2 м. В серопалевом и темном желтовато-сером суглинках найдены остатки плейстоценовых животных.

Высокий уровень грунтовых вод помешал вскрыть до дна рыхлые отложения грота. В тех местах, где это удалось сделать, глубина раскопа достигала 2.2 м. Добытые кости были тщательно привязаны к квадратам и глубинам, отсчитанным от репера. Привязки к различным слоям пород сделано не было. Поэтому разделять остеологические сборы по возрасту на голоценовые и плейстоценовые можно было только приблизительно, основываясь на типе сохранности костей, по методике Н. К. Верещагина и И. М. Громова (1953).

Всего в пещере было добыто свыше 1700 определимых костей млекопитающих от 120 особей; 471 кость птиц и 347 костей рыб. Более 4000 мелких обломков трубчатых и черепных костей неопределимы (табл. 6).

Таблица 6

Видовая принадлежность и количество костных остатков животных в Уньинской пещере (р. Унья)

Вид	Поздний плейстоцен		Голоцен		Всего	
	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Волк	4	2	16	1	20	3
Песец	7	3	3	1	10	4
Медведь пещерный	9	2	—	—	9	2
Медведь бурый	9	3	181	9	190	12
Хорь светлый	1	1	—	—	1	1
Куница	—	—	200	13	200	13
Соболь	—	—	54	3	54	3
Выдра	—	—	39	5	39	5
Росомаха	—	—	26	2	26	2
Заяц	1	1	53	3	54	4
Белка	1	1	72	9	73	10
Бобр	5	2	214	12	218	14
Лемминг копытный	—	—	1	1	1	1
Водяная полевка	—	—	4	1	4	1
Полевка	—	—	6	—	6	—
Мамонт	1	1	—	—	1	1
Лошадь	34	5	20	3	54	8
Носорог	9	2	—	—	9	2
Косуля	6	3	2	1	8	4
Лось	—	—	73	2	73	2
Северный олень	470	13	242	10	712	23
Овцебык	5	3	—	—	5	3
Овца	—	—	20	2	20	2
Птицы	—	—	—	—	471	—
Рыбы	—	—	—	—	347	—
Неопределимые обломки	—	—	—	—	4153	—
Всего	561	42	1226	78	6758	120

Р. Унья. Первокаменная пещера

Вниз по течению р. Уньи, примерно в 50 км от Уньинской пещеры, у дер. Усть-Бердыш, в 1961 г. открыта пещера Первокаменная. Она начинается небольшим входом шириной всего 1.2 м на высоте 10 м над уровнем реки, в скале светло-серого известняка. Она представляет собой щель до 6 м высоты и длиной 25 м (Гуслицер и Канивец, 1965).

Во внутренних ходах на поверхности земли найдены довольно свежие кости двух зайцев и почти полный скелет лисицы, а также бедро куницы, клык бурого медведя и другие кости. Здесь обнаружены половинки нижних челюстей бурого медведя, у которых в венечном отростке вырезано круглое отверстие. Возможно, что этим челюстям приписывалось какое-нибудь магическое значение.

У входа в пещеру в 1962 г. был сделан раскоп площадью 11 м². Основную толщу составляли голоценовые слои, представленные гумусированной почвой, серой супесью со щебенкой и лёссовидным суглинком. В этих слоях добыто основное количество костей. В слое бурого суглинка, датированного поздним плейстоценом, на глубине 270 см обнаружено только бедро носорога (табл. 7).

Таблица 7

Видовая принадлежность и количество костных остатков плейстоценовых и голоценовых животных Первокаменной пещеры (р. Унья)

Вид	Кости	Особи
Млекопитающие		
лисица	27	2
песец . . .	24	2
медведь бурый	95	5
соболь	5	2
куница	1	1
барсук	11	3
выдра	1	1
заяц	105	6
белка . . .	14	4
водяная полевка .	17	4
носорог шерстистый	1	1
Птицы		
белая куропатка	3	3
тетерев	1	1
гусь	1	1
лебедь .	1	1
птицы, ближе не определенные	54	—
Рыбы	16	—
Неопределимые обломки	40	—
Всего	427	37

Р. Верхняя Печора. Канинская пещера

В 47 км от с. Усть-Унья вверх по Печоре находится пещера, которую назвали Канинской по названию скалистого обнажения серых известняковых скал — Канина Носа, в южной части которого и находится пещера. Скала почти отвесно уходит в воду. Вход в пещеру расположен на высоте 11 м над уровнем воды. От реки можно подняться по не очень крутому карнизу, достигающему 6 м ширины.

Пещера состоит из небольшого грота и узкого хода, заканчивающегося небольшим расширением. Ширина грота 7 м, он углубляется внутрь скалы на 7 м, его высота у входа 3, а в устье внутреннего хода 1.4 м. Верхние слои прогумусированной известковистой суглино-супеси и серого щебенчатого суглинка с остатками кострищ содержали костные остатки голоценовых животных. Ниже залегал слой светло-серо-палевого известковистого щебенчатого суглинка мощностью до 84 см, не содержащий фаунистических остатков. Расположенные ниже бурая супесь и коричнево-бурый суглинок с гравием и галькой содержали остатки плейстоценовых животных.

Канинская пещера от II тыс. до н. э. до XIII в. н. э. являлась святилищем хантов и манси. Позднеголоценовые слои разделены на слой эпохи средневековья и слой медно-бронзового века. Между ними залегал слой эпохи раннего железа, менее четко отграниченный (Канивец, 1964).

Костные остатки позднеплейстоценового возраста окрашены в темные цвета. Они или буро-коричневого цвета с черными точками прокрашивания солями металлов, или «мраморного» рисунка с чередующимися в беспорядке небольшими участками светло-серого и почти черного цвета. Костная ткань плотная, не разрушается.

Таблица 8

Видовая принадлежность и количество костных остатков животных из Канинской пещеры (р. Верхняя Печора)

Вид	Поздний плейстоцен		Голоцен				Шурф		Всего	
			бронза		железо и средневековье					
	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Млекопитающие										
крот	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1
волк	1	1	14	1	13	1	—	—	28	3
лисица	—	—	5	1	6	1	5	2	16	4
песец . . .	7	2	20	3	12	2	5	1	44	8
медведь бурый	6	2	1210	25	1128	57	26	5	2370	89
барсук	—	—	6	1	2	1	12	1	20	3
норка (?) .	—	—	2	1	—	—	—	—	2	1
куница .	—	—	43	5	62	4	1	1	106	10
соболь	1	1	18	2	15	3	6	2	40	8
выдра	—	—	16	4	43	6	1	1	60	11
росомаха	—	—	33	5	76	10	—	—	109	15
рысь	—	—	2	1	3	1	—	—	5	2
заяц	9	2	121	8	229	7	119	7	478	24
белка	1	1	95	12	235	14	1	1	332	28
бобр . . .	—	—	173	10	332	12	10	3	515	25
водяная полевка . .	—	—	24	5	97	30	2	1	123	36
мышевидные грызуны	1	1	11	4	27	5	—	—	39	10
мамонт .	—	—	3	—	137	—	—	—	140	—
лошадь дикая .	12	2	—	—	—	—	—	—	12	2
лошадь домашняя	—	—	2	1	11	1	—	—	13	2
косуля	—	—	—	—	3	1	—	—	3	1
лось . . .	2	1	161	4	513	15	6	1	682	21
северный олень	83	6	129	4	196	6	1	1	409	17
овцебык	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1
бизон	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1
корова	—	—	1	1	3	1	—	—	4	2
овца .	—	—	1	1	14	2	—	—	15	3
свинья	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1
Птицы										
белая куропатка	—	—	22	—	—	—	—	—	22	—
глухарь	—	—	3	—	4	—	7	—	14	—
тетерев .	—	—	—	—	5	—	2	—	7	—
рябчик .	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
лебедь	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
гусь	—	—	3	—	10	—	—	—	13	—
утки	—	—	5	—	4	—	—	—	9	—
чирок	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
нырок	—	—	1	—	1	—	—	—	2	—
крохаль	—	—	1	—	2	—	—	—	3	—
беркут . .	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
птицы, ближе не определенные	3	—	241	—	497	—	24	—	765	—
Рыбы	1	—	40	—	158	—	9	—	208	—
Всего	129	21	2406	99	3844	182	237	27	6616	329
Неопределимые обломки	463	—	4100	—	6264	—	139	—	10966	—
Итого	592	—	6506	—	10108	—	376	—	17582	329

Костные обломки голоценового возраста буро-коричневого или желто-коричневого цвета, часто обожженные почти до черноты и по весу несколько легче ископаемых. Костное вещество рыхлое, но не сыплется.

В век меди и бронзы жертвоприношения совершались преимущественно в глубине пещеры, около устья внутреннего хода, в эпоху средневековья — перед входом в грот или в центральной его части (Канивец, 1964).

Таблица 9

Видовая принадлежность и количество костных остатков животных из Медвежьей пещеры (р. Верхняя Печора)

Вид	Серо-палевый суглинок		Бурый суглинок		Буро-серый гумусированный суглинок		Шурфы		Всего	
	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Млекопитающие										
волк	103	5	208	7	32	4	2	2	345	18
лисица	1	1	10	4	—	—	—	—	11	5
песец	103	17	1003	96	74	16	10	1	1190	130
медведь бурый	3	1	—	—	—	—	—	—	3	1
медведь пещерный	320	7	674	21	130	5	32	1	1156	34
горностай	—	—	32	7	4	1	1	1	37	9
ласка	2	1	18	7	2	1	—	—	22	9
хорь светлый	2	1	21	2	2	1	—	—	25	4
соболь	6	2	9	3	—	—	—	—	15	5
росомаха	—	—	11	2	—	—	—	—	11	2
пещерный лев	7	1	6	1	1	1	—	—	14	3
заяц	411	31	4343	293	194	19	3	1	4951	344
пищуха степная	4	1	269	119	9	3	—	—	282	123
белка	67	9	15	2	152	23	1	1	235	35
бобр	1	1	2	1	—	—	—	—	3	2
рыжие полевки		1		3		1	—	—		5
лемминг обский		3		67		—	—	—		70
лемминг копытный		19		904		8	—	—		931
водяная полевка		6		30		1	—	—		37
узкочерепная полевка	128 (рыжие полевки — полевка-экономка)	—	4476 (рыжие полевки — полевка-экономка)	22	176 (рыжие полевки — полевка-экономка)	—	—	—	4780 (рыжие полевки — полевка-экономка)	22
обыкновенная полевка		1		5		—	—	—		6
полевка-экономка		1		3		1	—	—		5
мамонт	42	1	109	4	19	2	1	1	171	8
лошадь	60	3	337	8	26	3	6	1	429	15
носорог шерстистый	20	2	77	6	12	2	—	—	109	10
косуля	4	1	23	3	1	1	—	—	28	5
лось	8	1	9	2	1	1	—	—	18	4
северный олень	1344	35	5698	86	589	23	38	2	7669	146
сайга	1	1	40	4	—	—	—	—	41	5
овцебык	18	2	181	8	17	2	—	—	216	12
бизон	11	1	28	2	2	1	3	2	44	6
Птицы										
белая куропатка	234	34	5555	704	298	39	1	1	6088	778
птицы, ближе не определенные	350	—	1166	—	136	—	1	—	1653	—
Рыбы	1	—	4	—	1	—	—	—	6	—
Всего	3251	190	24323	2426	1878	159	99	14	29552	2789
Неопределимые обломки	8175	—	36855	—	2468	—	248	—	47746	—
Итого	11426	—	61178	—	4346	—	347	—	77298	—

Среди охотничьих даров, принесенных в святилище, преобладали остатки бурого медведя, который, по всей вероятности, занимал центральное место в языческой религии хантов и манси. От медведя сохранились главным образом черепа, атланты — первые шейные позвонки, дистальные концы конечностей, фаланги и метаподии. В очень редких случаях встречались также лопатки, ребра и позвонки, а от задних конечностей сохранились остатки большой и малой берцовой костей. Это может свидетельствовать о том, что в ритуале использовалась только шкура медведя. Известно между тем, что у манси обрядовые церемонии велись с целой тушей медведя.

Количество костей остальных видов млекопитающих, по-видимому, отражает численность животных печорских лесов за последние три с половиной тысячи лет. Среди них наиболее многочисленными были лось, бобр, белка, заяц и северный олень (табл. 8).

Особняком стоят остатки мамонта, которые обнаружены в слоях эпохи бронзы и железа. Они не свидетельствуют о том, что мамонт дожил до современности. Ханты, манси и коми верили в существование огромного зверя, живущего под землей и погибающего с выходом на поверхность. Поэтому остатки плейстоценовых мамонтов собирались и сохранялись в святилищах.

Р. Верхняя Печора. Медвежья пещера

Медвежья пещера расположена в 17 км от Канинской пещеры еще дальше вверх по Печоре (рис. 2). От правого берега реки в 300 м на северо-восток отходит сухой лог, поднимающийся к 55-метровой террасе, сло-



Рис. 2. Общий вид Медвежьей пещеры на Верхней Печоре. Фот. Н. К. Верещагина.

женной серыми известняками. Поверхность террасы, склоны и дно лога заросли еловым лесом. Высота деревьев 10—12 м, диаметр 8—15 см. Много сгнивших на корню и засохших елей (Верещагин и Кузьмина, 1962).

Вход в пещеру, обращенный на юг, расположен на высоте 40 м от уровня воды в Печоре и на 22—24 м от дна лога. Устьевая часть грота в ширину 12 м и в высоту 3 м. Система внутренних ходов протянулась в длину на 480 м (Гуслицер и Канивец, 1962, 1965). Раскопки пещеры проведены в 1960—1962 гг. в восточной части грота, где вскрыта площадь в 142 м². Длина раскопа была 21 м, ширина 14 м. Раскопки доведены до дна грота, и глубина раскопа при этом составила 2.5—3.5 м.

Дно грота представляло площадку, полого спускающуюся на юг, по склону лога со ступенчатым уступом в середине. На нем залегал слой коричневого неслоистого суглинка мощностью до 0.7 м. Выше располагался слой бурого щебенчатого суглинка мощностью до 1.5 м с большим количеством мелко раздробленных костей позднеплейстоценовых животных и культурными остатками палеолитической стоянки человека. На бурый суглинок налегал слой серого или серо-палевого щебенчатого суглинка мощностью от 0.2 до 1.6 м. В южных квадратах, расположенных на краю раскопа, произошло перемешивание бурого и серого суглинков, по-видимому, в связи с осыпанием или оползанием по склону, происходившим после образования указанных слоев. Слой серого суглинка содержал только обломки костей плейстоценовых животных, по видовому составу не отличающихся от животных бурого суглинка (табл. 9).

На сером суглинке залегал глыбово-щебенчатый слой, состоящий из глыб известняка, обрушившихся с потолка и стен грота. В южной части раскопа, от границы прежнего карниза грота и за его пределами серый суглинок был прикрыт слоем гумусированной почвы, причем гуминовые кислоты проникли в слой серого суглинка и вызвали окрашивание породы и костей, содержащихся в нем, в более темный цвет. Фаунистические остатки гумусового горизонта состоят из костей животных, вымерших в позднем плейстоцене, с примесью костей крота, выдры, куницы и белки, захороненных сравнительно недавно.

Отложения внутренних ходов состоят из буро-коричневой глины в низких и широких залах западных участков ходов, расположенных на несколько метров выше остальной пещеры. Восточная часть пещеры, расположенная ниже западной, состоит из узких и прямых ходов, заполненных вначале песком и галькой, а сверху прикрытых серым суглинком, содержащим большое количество костей пещерного медведя и пещерного льва.

Р. Верхняя Печора, лог Иорданского, ниша филина

На юг от Медвежьей пещеры, на противоположном склоне сухого лога, в скале известняка Б. И. Гуслицером была обнаружена небольшая пещерка. Входное отверстие имеет длину 3 м, глубину 2, высоту 2 м (рис. 3). Весь пол ниши на глубину 10—15 см устлан костями мелких хищных и грызунов. Глубже идет стерильный слой. Кости животных залегают снова на глубине 50 см и затем на глубине 100—110 см.

Костные остатки скопились в нише из распавшихся погадок филинов. Филины занимали эту нишу на дневках, вероятно, на протяжении многих столетий. Чередование костеносных слоев со слоями, не содержащими костей, объясняется периодами сильного отслоения потолка пещеры. Самый верхний слой костей накапливался, вероятно, не менее 3—4 последних столетий. К периоду работы экспедиции филины здесь не жили. Для дальнейшей работы данное скопление костей представляло исключительный интерес, так как здесь оказался хороший сравнительный материал по мелким животным послеледниковья. Ни перьев, ни шкурок, ни костей от свежей добычи не было обнаружено.

Костная ткань обломков трубчатых костей из всех трех слоев плотная, не разрушающаяся от прикосновения. Однако кости изломаны, особенно проксимальные и дистальные концы, что характерно для пога-



Рис. 3. Ниша филина на Верхней Печоре. Фот. автора.

док. Цвет костей изменяется с глубиной. Кости самого поверхностного слоя очень светлые, белесоватые, светлее цвета свежей кости. На глубине

Таблица 10

Видовая принадлежность и количество костных остатков животных из ниши филина (р. Верхняя Печора)

Вид	Глубина (в см)						Всего	
	0—10		50		100—110			
	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Крот	4	3	—	—	1	1	5	4
Горностай	15	3	—	—	—	—	15	3
Ласка	3	1	—	—	—	—	3	1
Куница (?)	1	1	—	—	6	2	7	3
Заяц-беляк	48	5	4	1	3	1	55	7
Белка	805	49	7	1	71	6	833	56
Лемминг обский	1	1	—	—	—	—	1	1
Водяная полевка	396	53	4	1	14	2	414	56
Узкочерепная полевка	4	4	3	1	—	—	7	5
Обыкновенная полевка	5	3	—	—	1	1	6	4
Полевка-экономка	21	14	4	1	—	—	25	15
Рыжая полевка	5	4	—	—	—	—	5	4
Ондатра	1	1	—	—	—	—	1	1
Птицы	87	—	—	—	13	—	100	—
Лягушки	27	—	—	—	4	—	31	—
Рыбы	12	—	—	—	—	—	12	—
Всего	1435	142	22	5	113	13	1570	160

Таблица 11

Видовая принадлежность и количество костных остатков позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих Северного Урала

Вид	Поздний плейстоцен		Голоцен		Недатированный материал из шурфов		Всего	
	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Отр. *Insectivora*								
Крот — *Talpa europaea* L.	—	—	6	5	—	—	6	5
Отр. *Carnivora*								
+Волк — *Canis lupus* L.	351	22	43	3	2	2	396	27
+Лисица — *Vulpes vulpes* L.	13	7	38	4	5	2	56	13
+Песец — *Alopex lagopus* L. . .	1198	136	59	8	15	2	1272	146
+Медведь бурый — *Ursus arctos* L. .	18	6	2514	96	26	5	2558	107
+Медведь пещерный — *Ursus spelaeus* Rosen	1182	39	—	—	—	—	1182	39
Горностай — *Mustela erminea* L.	37	9	15	3	—	—	52	12
Ласка — *Mustela nivalis* L. . .	22	9	3	1	—	—	25	10
Хорь светлый — *Mustela eversmanni* Less.	26	5	—	—	—	—	26	5
Норка — *Mustela* (*lutreola?*) L.	—	—	2	1	—	—	2	1
+Соболь — *Martes zibellina*	27	7	92	10	6	2	125	19
+Куница — *Martes martes* L.	—	—	313	26	1	1	314	27
+Росомаха — *Gulo gulo* L.	11	2	135	17	—	—	146	19
Барсук — *Meles meles* L.	—	—	19	5	12	1	31	6
+Выдра — *Lutra lutra* L.	—	—	99	16	1	1	100	17
+Пещерный лев — *Pantera spelaea* Gold.	14	3	—	—	—	—	14	3
+Рысь — *Felis lynx* L.	—	—	5	2	—	—	5	2
Отр. *Lagomorpha*								
+Донской заяц — *Lepus tanaiticus* Gureev.	4974	351	—	—	—	—	4974	351
+Заяц-беляк — *Lepus timidus* L. .	—	—	563	31	119	7	682	38
Пищуха степная — *Ochotona pusilla* Pall.	282	123	—	—	—	—	282	123
Отр. *Rodentia*								
+Белка — *Sciurus vulgaris* L.	237	37	1299	95	1	1	1537	133
+Бобр — *Castor fiber* L. .	8	4	719	34	10	3	737	41
Рыжая полевка — *Clethrionomys* sp.		5	5	4	—	—		9
Лемминг обский — *Lemmus obensis* Brants.		70	1	1	—	—		71
Лемминг копытный — *Dicrostonyx torquatus* Pall. . .		931	1	1	—	—		932
Водяная полевка — *Arvicola terrestris* L. . .	4780	37	556	96	2	1	5383	134
Обыкновенная полевка — *Microtus arvalis* Pall. . .		6	6	4	—	—	—	10
Узкочерепная полевка — *Microtus gregalis* Pall. . .		22	7	5	—	—		27
Полевка-экономка — *Microtus oeconomus* Pall.		5	25	15	—	—		20
Ондатра — *Ondatra zibethica* L.	—	—	1	1	—	—	1	1
Отр. *Proboscidea*								
+Мамонт — *Mammuthus primigenius* Blum.	2375	34	—	—	—	—	2375	34

Таблица 11 (*продолжение*)

Вид	Поздний плейстоцен		Голоцен		Недатированный материал из шурфов		Всего	
	кости	особи	кости	особи	кости	особи	кости	особи
Отр. *Perissodactyla*								
+Лошадь — *Equus caballus* L. (subsp. foss.)	548	33	33	5	—	—	581	38
+Носорог шерстистый — *Coelodonta antiquitatis* Blum.	129	20	—	—	—	—	129	20
Отр. *Artiodactyla*								
+Косуля — *Capreolus* (*Capreolus?*) L.	34	8	5	2	—	—	39	10
+Лось — *Alces alces* L.	20	5	747	21	6	1	773	27
+Северный олень — *Rangifer tarandus* L.	8290	174	567	20	1	1	8858	195
+Сайга — *Saiga tatarica* L.	41	5	—	—	—	—	41	5
+Овцебык — *Ovibos moschatus* Zimm.	231	20	—	—	—	—	231	20
+Бизон — *Bison priscus* Boj.	55	10	—	—	—	—	55	10
Всего	24903	2145	7878	532	207	30	32988	2707

Примечание. Знаком «плюс» отмечены промысловые виды, добывавшиеся древними охотниками.

5 и 10 см они окрашены в слабый серо-желтый тон. На глубине 50 и 100—110 см их окраска соответственно становится желто-коричневой, а затем светло-коричневой. Однако яркость окраски значительно слабее цвета костей из бурого суглинка Медвежьей пещеры. Черных точек прокрашивания солями железа и марганца не наблюдалось. Таким образом, накопление костных остатков в нише происходило в самом конце голоцена до последних десятилетий.

В самом поверхностном слое ниши обнаружен дистальный конец большой берцовой кости ондатры, акклиматизированной в СССР в 30-х годах (табл. 10). Эта находка показывает, каким универсальным сборщиком остеологических коллекций является филин.

Сводная табл. 11 дает представление о составе позднеплейстоценовой и голоценовой териофауны Северного Урала по всем исследованным скоплениям костей. Обсуждение путей преобразования позднеантропогенового териокомплекса дано в заключительной части статьи.

ТАФОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Накопление костных остатков позднеплейстоценовых животных происходило на Северном Урале преимущественно в гротах и навесах карстовых пещер. Эти естественные убежища использовались первобытными людьми, а костные остатки их пищи — преимущественно северных оленей, зайцев, куропаток — сохранились до наших дней. Кроме того, в гроты и навесы попадали погадки хищных птиц, прилетавших на отдых или устраивавших в них гнезда. Поэтому в костеносный слой попадали остатки грызунов и мелких хищных. В периоды, когда входные гроты пещер не были заняты стоянками палеолитических охотников, в них поселялись хищные млекопитающие. Тогда в захоронение попадали их кости и остатки их жертв. Так постепенно накапливались костные остатки наиболее многочисленных животных (Ефремов, 1950).

Постепенно костеносные местонахождения перекрывались глинисто-щебенчатыми отложениями, образовавшимися от разрушения сводов и стен пещер. Кроме того, здесь могли накапливаться отложения, приносимые со склонов и поверхности древней террасы солифлюкционными потоками, т. е. потоками жидкой грязи, которые образуются при потеплениях климата в условиях насыщения поверхностного слоя почвы грунтовыми водами при наличии на небольшой глубине слоя вечной мерзлоты. Исключение составляет стоянка у с. Бызовая. Она была расположена открыто, на берегу Печоры. Накопление костных остатков в ней было связано также с деятельностью первобытных людей — охотников за мамонтами, расселившимися за ними почти до Полярного круга. Костные остатки в костеносных местонахождениях подобного типа перекрывались делювиальными и эоловыми отложениями с берегов реки и благодаря этому сохранялись от разрушения.

Костные остатки животных голоценовой эпохи попадали в верхние слои входных гротов тех же самых пещер — Канинской, Уньинской, Первокаменной. Разница состояла только в том, что в различные периоды голоцена пещеры служили святилищами и в них скапливались костные остатки животных, принесенных в жертву. Посещение этих естественных укрытий пернатыми и четвероногими хищниками продолжалось. Механизм накапливания костей и их захоронения оставался прежним. Маленькая ниша напротив Медвежьей пещеры, заполненная погадками хищных птиц, представляет захоронение того же пещерного типа.

Аналогичным способом происходило образование костеносных местонахождений в позднем плейстоцене и голоцене на Русской равнине и на Кавказе (Верещагин, 1959а; Бачинский, 1965).

Учитывая характер накопления костных остатков и их захоронения для ряда костеносных местонахождений, можно составить довольно полное представление о качественном и количественном составе фауны исследуемого периода.

ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ И АБСОЛЮТНЫЙ ВОЗРАСТ КОСТЕНОСНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Небольшое количество обнаруженных кремневых изделий — ножевидных пластин, скребков и нуклеусов — позволило В. И. Канивцу датировать нижние слои Медвежьей пещеры и стоянку Бызовая поздним палеолитом. На основании геоморфологических исследований Б. И. Гуслицер установил, что отложения, содержащие кремневые орудия и кости животных, образовались во время последнего (каргинского) межледниковья — вюрма (Гуслицер и Канивец, 1965).

В настоящей работе принято подразделение четвертичного периода на ранний, средний, поздний плейстоцен и голоцен общей продолжительностью 600 тыс. лет (Цейнер, 1963).

Поздний плейстоцен, или вюрм, как определено по радиоактивному углероду C^{14}, продолжался от 70 тыс. лет до 10 тыс. лет, причем конечная его стадия — стадия дриас — длилась от 15.5 тыс. лет до 10 тыс. лет. Последние 10 тыс. лет — голоценовый период (Иванова, 1966; Lavocat, 1966).

Исследование ископаемых костей млекопитающих Северного Урала на остаточный коллаген методом прокаливания (Пидопличко, 1952) было выполнено в лаборатории И. Г. Пидопличко в 1962 и в 1966 гг. Оно показало, что слои серого и бурого суглинка Медвежьей пещеры, бурой супеси и коричневого суглинка Канинской пещеры и отложения стоянки у с. Бызовая характеризуются довольно сходными цифрами (табл. 12).

Таблица 12

Показатели прокаливания ископаемых костей млекопитающих Северного Урала

Местонахождение	Слой	Вид	Кость	Количество проб	Пределы колебания показателя прокаливания	Средний показатель прокаливания
Медвежья пещера.	Серый суглинок.	Северный олень.	Мелкие обломки трубчатых.	23	218—307	248.0
	Бурый суглинок.	Северный олень.	Мелкие обломки трубчатых.	31	230—344	260.7
	Внутренние ходы пещеры.	Пещерный медведь.	Диафиз плечевой кости.	1	210	210.0
Канинская пещера.	Бурая супесь и коричнево-бурый суглинок.	Северный олень.	Мелкие обломки трубчатых.	5	207—234	220.8
Бызовая.	Глинистый галечник.	Мамонт.	Мелкие обломки трубчатых.	3	245—284	261.7

Средние показатели прокаливания костей следующие: Медвежья пещера, нижний слой — 260.7, верхний слой — 248.0; Бызовая — 261.7; Канинская пещера — 220.8. Они свидетельствуют о том, что захоронение костей происходило примерно в одни сроки с точки зрения геохронологии. Уменьшение показателя прокаливания для костей из внутренних ходов Медвежьей пещеры вызвано, по-видимому, не более поздним временем образования захоронения, а сохранением костей в очень своеобразных стабильных условиях: при сравнительно низких постоянных температурах и слабой циркуляции воздуха.

Вычисление абсолютного возраста с учетом показателей прокаливания по формуле, предложенной И. Г. Пидопличко (1957), дает возраст для этих слоев 3—9 тыс. лет.

Определение абсолютного возраста по C^{14} для костей мамонта со стоянки Бызовая и из бурого суглинка Медвежьей пещеры выполнено в Лаборатории геохимии Академии наук Эстонской ССР в Тарту. Возраст стоянки Бызовая (ТА-121) 18 320 $\pm$280 лет, а наиболее глубоких слоев Медвежьей пещеры (ТА-218) — 8480 $\pm$100 лет. Последняя дата требует, по-видимому, повторных анализов, так как она заставляет отнести типично мамонтовый комплекс зверей в голоцен, что не согласуется с современными представлениями фаунистов. Вероятнее всего, что накопление главной массы исследованных костей позднеплейстоценовых животных происходило на Северном Урале в период около 15—20 тыс. лет назад. Отложение голоценовых слоев, датированных по изделиям из камня, кости и металла, происходило от II тыс. до н. э. до XIII в. н. э. (Канивец, 1964), а по C^{14} — 1900 $\pm$100 лет (ТА-221).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПО ОСТЕОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Из 39 видов животных, костные остатки которых обнаружены в пещерах Северного Урала (табл. 11), наиболее полно охарактеризовано 19 видов, относящихся к 6 отрядам и 12 семействам. Одни из этих видов существовали в исследуемом районе на протяжении плейстоцена и голоцена вплоть до наших дней; другие вымерли на Северном Урале, вероятно, в начале голоцена, или выселились за его пределы; третьи вселились сюда впервые в голоцене.

Остеологические исследования основаны преимущественно на измерениях целых черепов, зубов, трубчатых костей скелета и их верхних и нижних эпифизов. Измерения костей сделаны по Дюрсту (Duerst, 1926), но в ограниченном числе промеров. Анатомические термины приняты по Максу Зюссдорфу (1902). Схема промеров трубчатых костей показана на рис. 4. Максимальная длина плечевой и бедренной костей измерялась от наивысшей точки головки кости до самой выступающей точки дистального конца. Поэтому большой и малый бугры — tuberculum majus и tuberculum minus — плечевой кости, а также большой вертел — trochanter major — бедренной кости не входили в максимальную длину названных костей.

Изменение размеров и пропорций костей скелета видов от позднего плейстоцена до современности выяснено на основе морфометрического анализа. Для сравнения использованы серии черепов и скелетов взрослых животных современных видов, поровну самцов и самок, из коллекций Зоологического института АН СССР, собранных на Северном Урале и в ближайших к нему районах. По каждому промеру вычислена общая средняя, для самцов и самок вместе, которая сравнивалась со средней аналогичного промера из серии ископаемых костей. При биометрической обработке материала высчитаны M и m. Коэффициент достоверности различий средних величин t принимался при уровне значимости 5% (Плохинский, 1961; Рокицкий, 1961).

Определение относительной численности особей видов производилось по количеству обломков костей, выраженному в процентах к общему количеству определимых костей млекопитающих из одновозрастных слоев.

Волк — *Canis lupus* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 15 обломков черепа, 14 обломков нижних челюстей, 61 зуб, 262 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская пещеры, грот Б. Дроватница, Бызовая.

II. Голоценовый — 1 обломок нижней челюсти, 28 изолированных зубов, 14 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская и Уньинская пещеры.

Ископаемые остатки волков известны в Европе с раннего плейстоцена (Wolf, 1938). В первую половину плейстоцена преобладали мелкие формы волков, остатки которых обнаружены как в Западной Европе, так и на Русской равнине. Со второй половины плейстоцена в Малой Азии и Азербайджане появилась крупная форма волка — волк *Canis lupus*. В позднем плейстоцене крупные волки *Canis lupus* были обычны и широко распространены в Европе, Азии и Северной Америке.

В настоящее время из 10—12 подвидов, распространенных в Палеарктической области, на территории СССР выделяют четыре подвида, различающихся географическим распространением, величиной тела и окраской шкуры. К ним относятся: *C. lupus lupus* L. (1758) — обыкновенный волк таежных районов страны, *C. lupus albus* Kerr. (1792) — тундровый волк из тундр Евразии, *C. lupus campestris* Dwigubski (1804) — степной волк Предкавказья, Средней Азии и Казахстана и *C. lupus laniger* Hodgson (1847) — тибетский волк, встречающийся в СССР только на Памире (Огнев, 1931; Новиков, 1956).

Костные остатки плейстоценовых и голоценовых волков Северного Урала были найдены мелко раздробленными (табл. I, *1—9*). Они принадлежали взрослым самцам и самкам с коренными зубами различной степени стирания и прибылым с молочными Pm^4. Встречались также животные, у которых рост постоянных зубов не закончился, а коренные зубы имели еще не закрытые корни.

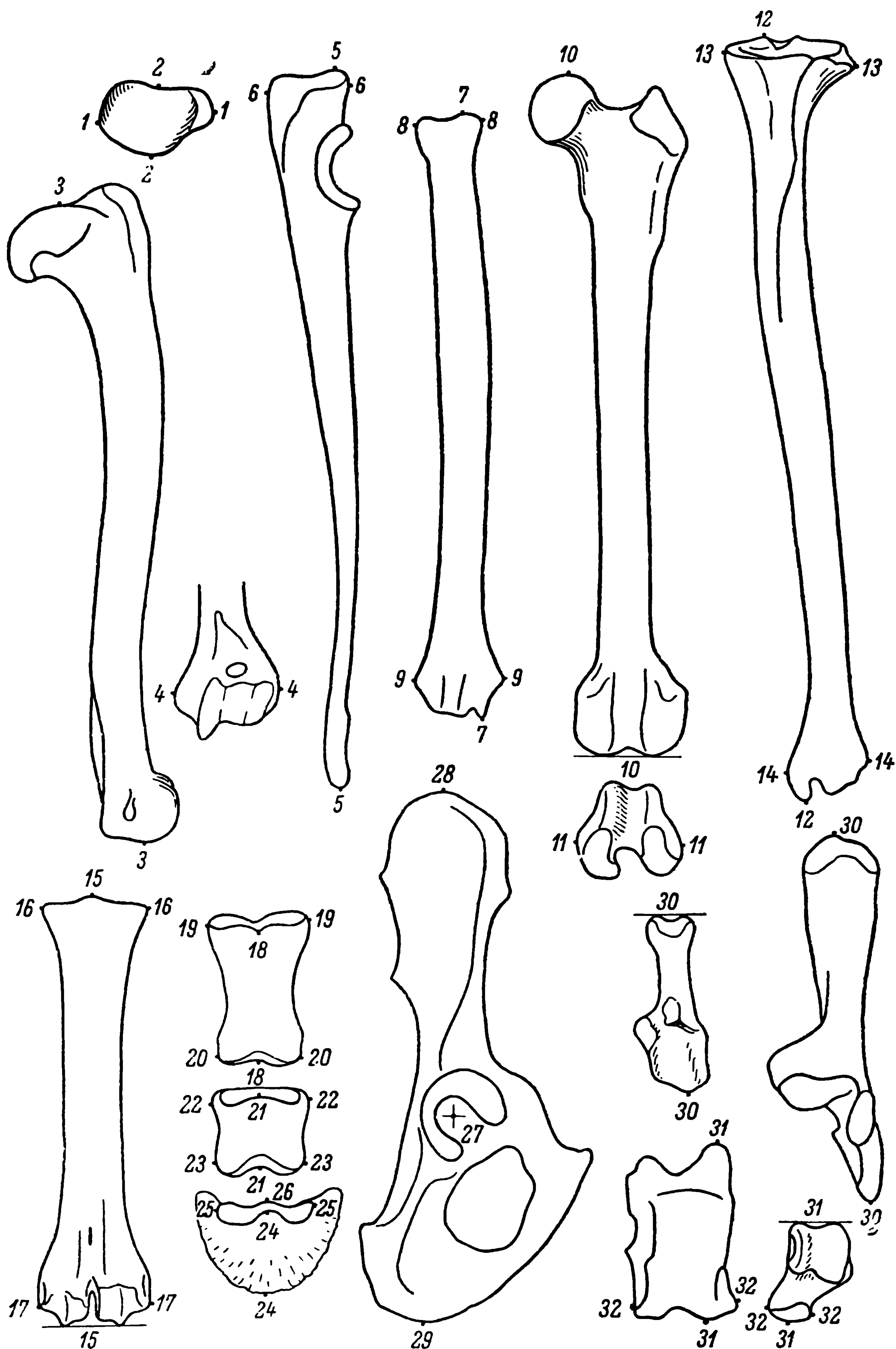


Рис. 4. Промеры костей скелета.

Диаметр суставной поверхности лопатки: *1—1* — макс., через шишковидный бугор, *2—2* — мин.; плечевая: *3—3* — макс. длина от головки, *4—4* — макс. ширина нижнего эпифиза; *5—5* — макс. длина локтевой; *6—6* — передне-задний диаметр локтевого отростка; лучевая: *7—7* — макс. длина, *8—8* — ширина верхнего и *9—9* — нижнего эпифиза; бедренная: *10—10* — макс. длина от головки, *11—11* — ширина нижнего эпифиза; большая берцовая: *12—12* — макс. длина, *13—13* — ширина верхнего и *14—14* — нижнего эпифиза; метаподия: *15—15* — макс. длина, *16—16* — ширина верхнего и *17—17* — нижнего эпифиза; фаланги: *18—18*, *21—21*, *24—24* — сагиттальная длина по переднему краю, *19—19*, *22—22* — ширина верхнего и *20—20*, *23—23* — нижнего эпифиза, *25—25* — ширина и *24—26* — диаметр суставной поверхности III фаланги; *27—28* — длина подвздошной кости; *27—29* — длина седалищной кости; *30—30* — макс. длина пяточной кости; таранная кость: *31—31* — макс. длина, *32—32* — ширина дистального конца.

Среди ископаемых фрагментов наиболее многочисленными оказались хищнические зубы, которые и были взяты для сравнения (табл. 13). Строение конусов, конулюсов и талонида, а также степень их развития очень сходны у плейстоценовых и современных волков.

Таблица 13

Длина хищнических зубов (мм) плейстоценовых и голоценовых волков (*Canis lupus* L.) Северного Урала

Промеры	Поздний плейстоцен			Голоцен		
	n	lim	M	n	lim	M
Длина Pm^4	4	24.2—26.5	25.68	—	—	—
» M_1	8	27.8—32.5	29.41	2	29.3—29.8	29.55

Сравним ископаемые остатки волков Северного Урала с костями современных подвидов. Исследуемая территория занимает промежуточное положение между распространением двух современных подвидов волков — тундрового и обыкновенного.

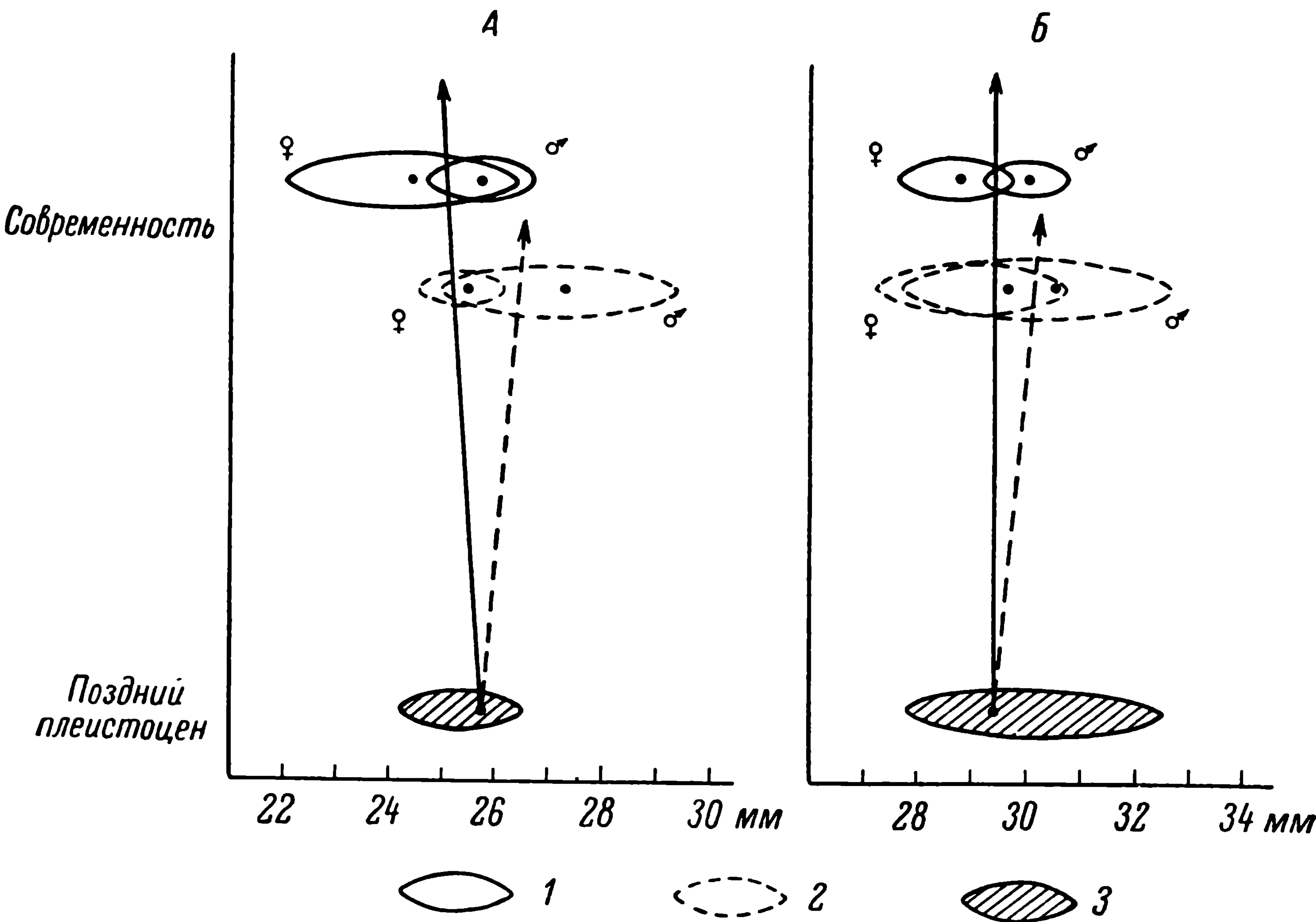


Рис. 5. Длина Pm^4 (*А*) и M_1 (*Б*) у различных популяций волков — *Canis lupus* L.

1 — обыкновенный волк *C. l. lupus* L.; *2* — тундровый — *C. l. albus* Kerr.; *3* — плейстоценовый волк Северного Урала.

Черепа самцов и самок волков тундровой популяции меньше черепов лесных волков Вологодской популяции по абсолютным размерам. Длина верхнего зубного ряда и нижней челюсти тундровых волков уступает таковой лесных волков. Напротив, абсолютная длина хищнических зу-

бов у тундровых волков больше. Если отнести эти промеры к кондило-базальной длине черепа, разница станет еще нагляднее (табл. 14).

Таблица 14

Абсолютные (в мм) и относительные (в %) размеры черепов волков тундровой и лесной популяций

Пол	Промеры	Большеземельско-Ямальская популяция (Огнев, 1931; Макридин, 1959; коллекции ЗИН)			Вологодская популяция (Россолимо и Долгов, 1965)		
		n	lim	M	n	lim	M
Самки	1. Кондило-базальная длина	21	217.0—236.5	228.5	9	219.7—242.3	235.7
	2. Длина верхнего зубного ряда	22	97.0—106.0	102.0	9	97.1—108.8	105.3
	3. Длина Pm^4	6	24.6— 26.2	25.5	9	22.1— 26.5	24.5
	4. Длина нижней челюсти	6	166.0—182.0	176.0	9	171.9—189.5	184.1
	5. Длина M_1	6	27.3— 30.7	29.6	6	27.6— 29.8	28.8
	Относительная длина Pm^4 (3 : 1)			11.2			10.4
	Относительная длина M_1 (5 : 1)			12.9			12.2
Самцы	1. Кондило-базальная длина	10	235.0—257.0	246.0	5	238.7—258.8	248.4
	2. Длина верхнего зубного ряда	10	106.0—117.0	109.2	5	104.2—112.9	109.4
	3. Длина Pm^4	3	25.0—29.5	27.3	5	24.8— 26.8	25.8
	4. Длина нижней челюсти	3	184.0—191.0	188.7	5	189.0—204.0	195.1
	5. Длина M_1	3	27.7— 32.8	30.5	3	29.2— 30.7	30.0
	Относительная длина Pm^4 (3 : 1)			11.1			10.4
	Относительная длина M_1 (5 : 1)			12.4			12.1

Относительные размеры верхнего хищнического зуба (Pm^4) у тундровых волков составляют 11.1—11.2%. У лесных волков они достигают только 10.4%. Для сравнения этот индекс подсчитан для других популяций лесных волков. Он выражается следующими цифрами. Центр европейской части: ♀♀ — 10.6%, ♂♂ — 10.55%; Беловежская пуща: ♀♀ — 10.35%, ♂♂ — 10.10%; Воронежская область: ♀♀ — 10.10%, ♂♂ — 10.20%.

Аналогично относительная длина нижнего хищнического зуба (M_1) у тундрового волка больше. Она составляет 12.4—12.9% кондило-базальной длины, тогда как у лесных волков она составляет 12.1—12.2%.

Хищнические зубы современных волков лесной и тундровой популяций по абсолютным промерам составляют перекрывающие друг друга ряды (рис. 5).

Вымершие волки Северного Урала по величине верхнего и нижнего хищнических зубов занимали промежуточное положение. За неимением полного ископаемого черепа нельзя решить, были ли черепа печорских позднеплейстоценовых волков с крупными зубами, как у современных тундровых волков, или уральские волки имели сравнительно длинный череп и соответственно более мелкие хищнические зубы, как современные волки различных лесных популяций. Вероятнее всего, что печорские плейстоценовые волки занимали промежуточное положение не только

по величине хищнических зубов, но также и по кондило-базальной длине черепа и другим промерам. Не исключено также, что морфологически сходные формы волков были распространены в позднем плейстоцене очень широко по территории Русской равнины.

Следовательно, наблюдаемое расхождение признаков не случайно, и тундровые волки в настоящее время обладают значительно более мощными хищническими зубами, как по абсолютным, так и по относительным промерам, чем волки лесных популяций Евразии.

Дивергенция на два сравниваемых подвида могла возникнуть в результате значительных климатических и ландшафтных изменений, произошедших на рубеже позднего плейстоцена и голоцена.

На основании относительного количества костных остатков позднеплейстоценового и голоценового времени можно хотя бы приблизительно судить о тысячелетних колебаниях численности видов. Относительная численность волка в плейстоцене составила 1.6%. К голоцену его численность понизилась почти в два раза и составила 0.8%. По-видимому, этот процесс продолжался и привел к постепенному вытеснению волка с территории центральной части Печорской низменности и обособлению двух популяций — северной и южной.

Отсутствие волков в глухих таежных районах республики Коми может объясняться глубоким и рыхлым снеговым покровом, достигающим здесь 120—186 см (Атлас Коми АССР, 1964). Охотиться вдогон за копытными и зайцами в таких снегах волки не могут. Не «любят» волки и сплошных лесных массивов (Миддендорф, 1869; Огнев, 1931; Строганов, 1962; Козлов, 1966).

По наблюдениям П. А. Мертца (1953, стр. 126), в Воронежской области «. рыхлый снежный покров высотой более 40 см служит большим препятствием волку для охоты в лесу, так как при таком снеге волк своей грудью бороздит снег, отчего замедляется скорость бега и волк не может догнать добычу». «Волки, а также лисицы избегают заходить в лес в глубокоснежные зимы без наста». Причина этого заключалась в значительной весовой нагрузке на след, достигавшей 114 г на 1 $см^2$ при весе зверя 41 кг и опорной поверхности конечностей 360 $см^2$.

Распространение волков в Коми АССР в зависимости от степени облесенности местности показано на табл. 15. В четырех центральных районах — Сторожевском, Корткеросском, Железнодорожном и Удорском, почти полностью покрытых лесами, с 1939 по 1950 г. была заготовлена одна шкура волка (Остроумов и др., 1953). В других районах, где облесенность территории была меньше и составляла 58.0—78.0$^0/_0$, за тот же период было убито 174 волка. В составе менее облесенных районов указан Усть-Цилемский район со значительными площадями тундры. Сыктывдинский, Прилузский и Усть-Вымский районы расположены на юге республики. В них леса наиболее вырублены и освоены человеком.

Использование лесных богатств в Коми АССР происходит все более быстрыми темпами, облегчая расселение волков, использующих сеть дорог, проложенных для вывоза леса. Поэтому в тех районах, где до 1950 г. за 12 лет был убит один волк, теперь за те же 12 лет убито свыше 280, а там, где раньше убивали 174 волка, теперь добывают более 350.

Проникновению волков в тайгу содействовало также увеличение численности лосей. Хищники приспособились передвигаться по тропам, оставленным лосями (Язан, 1961б).

В настоящее время проникновение волков на территорию Коми республики идет по двум направлениям. С севера — из Большеземельской тундры, по долинам рек Печоры, Ижмы и Усы и предгорьям Приполярного и Северного Урала на юг до верховьев Илыча (Язан, 1961б). По другому

Таблица 15

Зависимость количества добытых волков от степени облесенности местности

Районы Коми АССР	Относительная площадь лесов в 1950 г., в % (по данным Остроумова и др., 1953)	Количество добытых волков	
		1939—1950 гг.	1953—1964 гг.
Сторожевский	96.6	—	26
Корткеросский	96.6	—	29
Железнодорожный	99.1	—	86
Удорский	98.6	1	140
Всего	—	1	281
Сыктывдинский	78.0	84	44
Прилузский	72.8	59	57
Усть-Вымский	76.0	7	58
Усть-Цилемский	58.0	24	217
Всего	—	174	376

направлению, с юго-запада, с территории Вологодской и Кировской областей, проникают волки лесной популяции, расселяющиеся в районах, наиболее освоенных человеком.

Палеонтологические данные позволяют считать, что в позднем плейстоцене волки были широко распространены на Русской равнине, на всей ее территории, свободной от покровных оледенений. На протяжении голоцена происходило, по-видимому, вытеснение волков с Северного Урала наступавшими лесными массивами, что способствовало дивергенции североуральской популяции на два подвида: *Canis lupus lupus* L. и *C. l. albus* Kerr.

Песец — *Alopex lagopus* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 48 обломков черепа, 225 обломков нижних челюстей, 550 изолированных зубов, 375 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская, Ажурная пещеры, грот Б. Дроватница.

II. Голоценовый — 1 обломок верхней челюсти, 11 обломков нижних челюстей, 13 изолированных зубов, 34 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская, Уньинская, Первокаменная пещеры.

Распространение песца в Восточной Европе и Сибири в плейстоцене было очень широко. Его остатки найдены в Крыму, Днепропетровской, Черниговской, Полтавской, Брянской, Гомельской, Воронежской и Челябинской областях, Красноярском крае и Иркутской области (Пидопличко, 1954). Был распространен песец и в Западной Европе — в Англии, Ирландии, Бельгии, Франции, Шотландии, Швеции, ГДР, ФРГ и Польше (Wolf, 1938, 1939).

В сборах на Северном Урале заметно преобладали нижние челюсти, обломки черепа и изолированные зубы (табл. I, *10—16*). Это вызвано, по всей вероятности, использованием палеолитическими охотниками преимущественно шкур песцов. Тушка как пищевой объект употреблялась в меньшей степени. К тому же выводу можно прийти, анализируя возрастной состав популяции вымерших песцов Северного Урала. Для этого была использована методика Н. Д. Григорьева и В. А. Попова (1952), разработанная для определения возраста современного материкового песца.

Для сравнения с вымершими песцами было отобрано 26 черепов современных животных из Архангельской области и Северного Ямала, 14 скелетов, добытых в устье р. Омолоя в Восточной Сибири, один скелет песца с Новой Земли и скелет самки, убитой в 5 км от Старой Руссы Новгородской области. Выбор сравниваемых промеров зависел от наличия ископаемого материала (табл. 16).

Таблица 16

Абсолютные размеры (в мм) нижней челюсти и костей конечностей плейстоценового и современного песца (*Alopex lagopus* L.)

Кость	Промеры	Поздний плейстоцен			Современность		
		n	lim	M	n	lim	M
Нижняя челюсть — mandibula.	Длина зубного ряда без i	26	55.6— 67.0	60.7	26	57.3— 67.0	61.8
Плечевая — humerus.	Макс. длина кости.	1	—	108.0	16	95.6—112.5	104.3
	Ширина нижнего эпифиза	10	16.0— 18.6	17.8	16	16.6— 19.3	17.8
Лучевая — radius.	Макс. длина кости	1	—	98.8	16	92.2—106.8	99.4
	Ширина верхнего эпифиза . . .	5	9.5— 10.0	9.8	16	9.8— 11.2	10.3
	Ширина нижнего эпифиза	4	13.3— 15.1	14.0	16	12.5— 14.2	13.6
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости	4	113.0—121.0	116.8	16	113.7—133.8	123.4
	Ширина нижнего эпифиза	16	11.8— 15.2	13.2	16	12.8— 14.8	13.8
Таранная — astragalus.	Макс. длина кости	6	15.0— 17.2	15.8	16	14.8— 17.9	15.5
Пяточная — calcaneus.	» » »	11	24.9— 29.8	27.0	16	25.3—29.8	27.6

За период от позднего плейстоцена до современности основные пропорции строения черепа и конечностей песца практически не изменились. Средние значения и пределы колебаний сравниваемых промеров очень близки. Можно отметить только статистически достоверное увеличение длины большой берцовой кости современных песцов, свидетельствующее об удлинении задней конечности (рис. 6, табл. 17). За неимением ископаемого материала нельзя установить, происходили ли за этот период какие-нибудь изменения бедренной кости.

Таблица 17

Сравнение максимальной длины голени вымершего и современного песца

Период	Местонахождение	n	lim	M ± m	t
Позднеплейстоценовый	Северный Урал, Медвежья пещера	4	113.0—121.0	116.8±1.64	3.00
Современный	Восточная Сибирь, устье Омолоя	16	113.7—133.8	123.4 ±1.40	

Удлинение ног в целом рассматривается обычно как приспособление либо к быстрому бегу, либо к добыванию высоко расположенного корма, либо к преодолению различных надгрунтовых препятствий в виде растительности или снега, вызывающих увязание ног. В последнем случае происходит удлинение дистальных сегментов, что способствует увеличению высоты прыжка за счет уменьшения его длины (Смирнов, 1936).

Возможно, что у песца наметилось подобное направление изменений как результат приспособления к условиям жизни в современной тундре, имеющей, по-видимому, более высокий снеговой покров, чем позднеплейстоценовый ландшафт Печорской низменности.

В позднеплейстоценовый период на Северном Урале относительная численность песца была высокой и составила 4% по сравнению с другими животными, остатки которых скопились в Медвежьей пещере. К голоцену численность его резко понизилась и составила 0.55%. В дальнейшем процесс сокращения численности этого вида на исследованной территории продолжался. По данным И. Ф. Брандта (1856), песец спускался к югу



Рис. 6. Большая берцовая кость позднеплейстоценовых (*слева*) и современных (*справа*) песцов — *Alopex lagopus* L.

по Уральским горам до 65° с. ш. В Печоро-Илычском заповеднике в настоящее время песец появляется только в зимнее время, в годы массовых миграций.

Изменение границ распространения песца в Евразии на протяжении антропогена и резкое сокращение численности на Северном Урале в голоцене свидетельствуют об изменении климата и ландшафтов в конце позднего плейстоцена на Русской равнине. Эти данные подтверждают также предположение В. И. Цалкина (1944), что формирование ареала песца в его современном виде должно быть отнесено к послеледниковой эпохе.

Сопоставление границ распространения песца и корсака показывают, что ареалы их в плейстоцене тесно соприкасались в степной полосе Евразии. Сходство экологических приспособлений и морфологических признаков современных представителей этих видов очень существенно (Скалон, 1952). Поэтому можно предположить, что и песец сформировался как вид в условиях равнинного ландшафта остепненных тундр.

Современные дальние миграции песца не способствуют восстановлению вида на территории его плейстоценового ареала. Это свидетельствует о том, что природная обстановка в границах прежнего распространения

песца к голоцену изменилась, а вид оказался морфологически и экологически консервативным, что и привело его к вымиранию на большей части ареала.

Бурый медведь — *Ursus arctos* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 2 обломка нижней челюсти, 13 изолированных зубов, 1 ребро, 2 позвонка, 2 метаподии. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская пещеры.

II. Голоценовый — 622 обломка черепа, 124 обломка нижних челюстей, 1309 изолированных зубов, 559 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская, Уньинская, Первокаменная пещеры.

Ископаемые остатки бурых медведей известны из плейстоценовых слоев пещер Западной Европы, Северной Африки и Передней Азии. В Восточной Европе он обнаружен в палеолитических стоянках на Русской равнине, в долинах Дона, Волги, Камы, на Кавказском перешейке в пещерах Имеретии и в бинагадинском асфальте на Апшеронском полуострове (Верещагин, 1959а).

Со времени возникновения в раннем плейстоцене и до среднего плейстоцена у бурых медведей происходило прогрессивное увеличение размеров тела (Верещагин, 1963б). Постепенное уменьшение стало отмечаться только в голоцене. Так, в Дании, в раннем голоцене, обитал бурый медведь, размеры которого были еще очень близки к довольно крупной позднеплейстоценовой форме (Degerbøl, 1933). Среднеголоценовый медведь Восточной Прибалтики был настолько мельче, что разница в размерах статистически достоверна (Паавер, 1965). Однако тенденция к измельчанию прослеживается только на средних цифрах, так как у медведей очень велика индивидуальная и половая изменчивость, поэтому и в позднем голоцене иногда встречались особи такие же крупные, как в раннем голоцене.

В голоценовых слоях пещер Северного Урала скопилось большое количество обломков черепов, нижних челюстей, изолированных зубов и некоторых костей конечностей бурого медведя (табл. V, *5*, *6*). Обилие костных остатков свидетельствует о его высокой численности в голоцене. Это связано также с культом медведя в религии хантов и манси (Канивец, 1964).

Измерялись обломки черепов и нижних челюстей взрослых и даже старых животных с сильно стертой жевательной поверхностью коренных зубов. Некоторые зубы имели каверны. На основании этих промеров

Таблица 18

Абсолютные размеры черепа, нижней челюсти и некоторых костей скелета позднеголоценового бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Северного Урала

Промеры		lim	$M \pm m$
Основная длина черепа	1	—	262.0 —
Кондило-базальная длина черепа	1	—	278.0 —
Длина верхнего зубного ряда без i	2	—	112.0 —
» M^2 по коронке . .	16	29.8— 36.8	33.1 $\pm$0.51
» нижней челюсти без i .	7	199.0—231.0	217.9 $\pm$1.53
» нижнего зубного ряда без i	8	117.0—142.0	132.8 $\pm$3.67
Высота челюсти против середины M_2	7	35.0— 49.5	41.6 $\pm$2.07
Макс. длина пяточной кости	1	—	70.0 —
Длина бакулум	3	113.0; 134.5; 137.5	— —

(табл. 18) можно сказать, что бурый медведь в позднем голоцене Северного Урала был мелким зверем. Основная длина черепа одного из них равнялась 262 мм, кондило-базальная — 278 мм, длина верхнего зубного ряда без резцов 112 мм, длина последнего коренного зуба M_2 на основании 16 измерений колебалась от 29.8 мм до 36.8 мм и в среднем составляла 33.1 мм.

У среднеголоценовых медведей Восточной Прибалтики длина M_2 была 30.0—42.1 мм и в среднем 32.02 мм (Паавер, 1965). Таким образом, различия размеров M_2 позднеголоценовых медведей Северного Урала и среднеголоценовых Восточной Прибалтики оказались достоверны (t=3.0). Они могли быть связаны или с вековой, или с географической изменчивостью признака.

Резкое увеличение количества костных остатков бурого медведя в голоценовых слоях по сравнению с позднеплейстоценовыми Н. К. Верещагин (1965) объясняет вымиранием пещерных медведей в конце палеолита—начале неолита и усилением охоты на бурых медведей. Не исключено также, что климат голоцена оказался для бурых медведей не менее благоприятным, чем позднеплейстоценовый, и способствовал увеличению их численности, хотя укрупнения размеров не произошло.

Пещерный медведь — *Ursus spelaeus* Rosen.

Материал. Плейстоценовый — 33 обломка черепа, 38 обломков нижних челюстей, 571 изолированный зуб, 540 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Уньинская, Аньюская пещеры (без внутренних ходов), гроты Фигурный и Б. Дроватница.

Пещерные медведи были широко распространены в Западной Европе и Северной Африке на протяжении всего плейстоцена. Известны две формы пещерных медведей — малый и большой, существовавшие, по-видимому, одновременно (Верещагин, 1959а). Остатки малого пещерного медведя обнаружены в Марокко, Алжире, Бельгии, на Жигулевской возвышенности, в пещерах Среднего Урала, в низовьях рек Днепра и Урала и в Казахстане — в бассейне Большого Иргиза (Верещагин, 1959а, 1963б).

Большой пещерный медведь был широко распространен в Западной и Центральной Европе, от Англии и Ирландии на западе до Испании и Италии на юге (Wolf, 1938). На востоке его ареал доходил до Западного Предкавказья, Западного и Центрального Закавказья (Верещагин, 1959а).

Обнаружение костных остатков большого пещерного медведя в позднеплейстоценовых слоях пещер Северного Урала раздвигает известные ранее границы распространения этого вида в восточной части его ареала. На Северном Урале костные остатки пещерного медведя известны только в ископаемом состоянии (табл. I, *17—23*), так же как и в перечисленных выше местонахождениях. На стоянках первобытных охотников, располагавшихся обычно у входа в пещеру, кости пещерных медведей мелко раздроблены. Значит, мясо и костный мозг этих животных использовались в пищу.

В больших количествах целые кости пещерных медведей встречаются во внутренних ходах пещер, где они гибли во время зимней спячки (Верещагин и Кузьмина, 1962).

По строению черепа, зубов и костей конечностей большие пещерные медведи Северного Урала сходны с представителями этого вида из других местонахождений. Измерению было подвергнуто небольшое число костей (табл. 19). Значительный размах колебаний размеров костей взрослых животных указывает на большую индивидуальную изменчивость пещерного медведя (Верещагин, 1963б).

Таблица 19

Абсолютные размеры (в мм) последнего верхнего коренного зуба и некоторых костей конечностей пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Rosen.) Северного Урала

Кость	Промеры	n	lim	M
M^2.	Длина зуба по коронке	5	41.0—52.5	46.2
Лучевая — radius.	Макс. длина кости . .	1	—	332.0
	Ширина верхнего эпифиза	2	53.0; 58.0	—
	» нижнего »	1	—	72.0
Таранная — astragalus.	Макс. длина кости	7	51.0—61.5	56.1
Пяточная — calcaneus.	» » »	2	101.0—111.0	106.0

Светлый хорь — *Mustela* (*Putorius*) *eversmanni* Less.

Материал. Плейстоценовый — 1 череп с поврежденной левой лобно-височной областью, 1 обломок черепа, 3 обломка нижних челюстей, 3 зуба, 18 костей конечностей. Местонахождения: Медвежья и Уньинская пещеры.

Современный светлый хорь — житель аридных биотопов лесостепной, степной и полупустынной зон Южной Европы и Азии. Обнаружение ископаемых остатков этого вида заставляет считать, что в плейстоцене в районе находки существовали сходные ландшафтно-климатические условия.

Ископаемые костные остатки светлого хоря известны из пещер Франции, ГДР, ФРГ, Венгрии и Австрии (Wolf, 1938, 1939). Границы распространения светлого хоря в позднем плейстоцене на Русской равнине не совсем ясны, так как ископаемые остатки известны только из Крыма (Сюрень), Полтавской и Днепропетровской областей (Пидопличко, 1954).

Таблица 20

Абсолютные размеры (в мм) черепа позднеплейстоценового светлого хоря (*Mustela eversmanni* Less.) Северного Урала

Промеры	Медвежья пещера				Уньинская пещера
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	
Основная длина черепа .	59.6	—	—	—	—
Кондило-базальная длина	63.0	—	—	—	—
Длина твердого нёба . .	31.2	—	—	—	—
» верхнего зубного ряда без резцов	20.3	—	—	—	—
Длина Pm^4 по коронке .	8.1	—	—	—	—
Ширина черепа в клыках . .	16.6	17.0	—	—	—
» » в хищнических зубах	23.8	—	—	—	—
Ширина хоан (снаружи) . .	7.1	—	—	—	—
» черепа в слуховых проходах	30.0	—	—	—	—
Ширина в орбитах	18.0	—	—	—	—
» заглазничного сужения	13.0	—	—	—	—
Высота черепа в заглазничном сужении	18.0	—	—	—	—
Длина нижней челюсти до передней стенки альвеолы клыка . . .	—	—	36.5	—	—
Длина нижнего зубного ряда без резцов . .	—	—	22.5	23.8	—
Длина M_1 по коронке	—	—	8.0	8.6	8.0

Нахождение костей светлого хоря на Северном Урале расширяет плейстоценовый ареал этого вида на Русской равнине вплоть до 62° с. ш. Это позволяет заключить, что климатические условия позднего плейстоцена Северного Урала существенно отличались от современных.

Для черепа светлого хоря характерно резкое сужение позади заглазничных отростков, что облегчает определение черепов и костных остатков этого вида. Этот же признак отчетливо прослеживается на черепе из Медвежьей пещеры (табл. 20; II, *1*, *2*). Кондило-базальная длина его 63.0 мм, в том же промере у самцов современного светлого хоря 62—77 мм, у самок 57—61 мм. Учитывая значительные индивидуальные отклонения в размерах этого вида, сказать что-либо определенное о величине вымерших светлых хорьков Северного Урала затруднительно.

Размеры локтевого отростка (табл. 21) распадаются на две группы: 5.6—6.0 мм (5 экз.) и 6.6—6.7 мм (2 экз.). В данном случае проявился, по-видимому, половой диморфизм вида. При сравнении строения черепа и костей конечностей вымерших и современных животных не удалось обнаружить каких-либо существенных различий.

Таблица 21

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей позднеплейстоценового хоря (*Mustela eversmanni* Less.) Северного Урала (Медвежья пещера)

Кость	Промеры	Размеры
Плечевая — humerus.	Макс. длина кости .	35.1
	Ширина нижнего эпифиза	8.8; 9.0
Локтевая — ulna.	Макс. длина кости	41.5; 39.0
	Передне-задний диаметр локтевого отростка	6.6; 6.7; 5.6 6.0; 5.6; 5.6; 6.0
Лучевая — radius.	Макс. длина кости .	29.2
	» верхнего эпифиза	4.2
	» нижнего »	5.0
Бедренная — femur.	Макс. длина кости .	36.8
	Ширина нижнего эпифиза	7.1
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости .	43.8
	Ширина верхнего эпифиза .	7.5; 8.2
	» нижнего »	5.6

Таким образом, современное распространение светлого хоря оказывается весьма сокращенным по сравнению с поздним плейстоценом. За последние 100—150 лет в Восточной Европе произошло расширение ареала в западном и северном направлении, когда светлый харь появился на западных склонах Урала, в Ульяновской, Казанской и Саратовской областях. На север он дошел до Омутнинска (58°40′ с. ш.). В 30—40-е годы нашего столетия светлый хорь появился и во Владимирской области, где издавна существовал участок лесостепи, известный под названием Владимирского (Юрьева) ополья.

В. Г. Гептнер (Heptner, 1964) рассматривает расширение границ распространения этого вида в западной части ареала как первичное явление. Однако, по всей вероятности, это вторичный процесс, когда под влиянием хозяйственной деятельности людей или по другим причинам про-

исходит восстановление прежнего, позднеплейстоценового ареала светлого хоря. Может быть, и Владимирское ополье является реликтовым участком степного ландшафта, сохранившегося здесь с позднего плейстоцена.

В наши дни на исследуемой территории происходит также расселение черного хоря (*Mustela putorius* L.) — западно-европейского по происхождению вида. Черный хорь распространяется в северном и восточном направлениях. В южной части Коми АССР он впервые был отмечен в 1927—1928 гг.

Появление черного хоря на Русской равнине произошло, по-видимому, не ранее среднего голоцена и связано с расширением зоны широколиственных лесов в Западной и Восточной Европе.

Соболь — *Martes zibellina* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 6 обломков черепов, 4 обломка нижних челюстей, 3 зуба, 14 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья и Канинская пещеры, грот Б. Дроватница.

II. Голоценовый — 4 обломка нижних челюстей, 12 изолированных зубов, 82 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская, Первокаменная и Уньинская пещеры.

Плейстоценовые костные остатки соболя немногочисленны и найдены в Чагирской пещере на Алтае и в Нижнеудинской пещере в предгорьях Восточного Саяна. Известны ископаемые кости соболя также и на Урале (табл. III). Они обнаружены на Подчереме и Верхней Печоре. В Кизеловской пещере, расположенной на 350 км южнее Медвежьей пещеры, в позднеплейстоценовых слоях обнаружены черепа соболей (Верещагин, 1957б). Кости из позднеплейстоценовых слоев пещер Усть-Катавская, Ключевая, Кочкари I и Никольский навес на Южном Урале определены как принадлежащие *Martes* sp. (Громов, 1948; Карачаровский, 1951). Вероятно, это был тоже соболь, а не куница.

Соболь сохранился на Урале и в голоцене. Помимо пещер Северного Урала, его черепа и кости скелета обнаружены в Концегорском селище на правом берегу р. Чусовой, в нескольких километрах от впадения ее в Каму, в слое, датируемом VII—III вв. до н. э. (колл. ЗИН, № 20357, раскопки А. В. Збруевой). В Свердловской области, при раскопках охотничьей стоянки I тыс. н. э. в пещере «Бычки» на р. Чусовой, также собраны легко определимые обломки черепа и трубчатые кости соболя (колл. ЗИН, № 20248).

О том, как далеко соболь расселился на запад по Русской равнине в историческое время, у зоологов нет единого мнения. В летописях и архивных документах есть отдельные сведения, по которым можно считать, что соболь встречался даже в Литве (Кириков, 1958, 1960, 1966). П. Б. Юргенсон (1956) изучил субфоссильные остатки куниц и выделил среди них фрагменты черепов гибридных с соболями особей. На основании этих данных он считал, что соболь был распространен в голоцене от г. Пярну до Ладожского озера, оз. Ильмень, левобережья Оки и верховьев Волги. В монографии К. Л. Паавера (1965) столь западное распространение соболя оспаривается за недостаточностью доказательств.

При просмотре сборов проф. А. А. Иностранцева из ладожских стоянок и М. Воеводского из неолитической стоянки близ дер. Языково Кашинского района Калининской области я определила эти фрагменты как принадлежащие кунице. А. А. Иностранцев (1882) определял кости скелета в большинстве случаев, как соболиные, а один фрагмент черепа, очень невыразительный, как куний. П. Б. Юргенсон (1956) относил все фрагменты к соболю.

Б. М. Житков (1937) вслед за П. С. Палласом (1786), К. Э. Бэром (1845) и И. Ф. Брандтом (1856) пришел к выводу, что соболь был распространен в историческое время по западным и восточным склонам Уральских гор на север до 64° с. ш. Западной границей распространения служила Печора. Единичные сведения о добыче соболей около Холмогор, Кеми и в Мезенском уезде они объясняли забегами отдельных животных. По-видимому, это более правильное решение вопроса.

В морфологической характеристике плейстоценовых соболей Северного Урала можно отметить только то, что это были животные очень мелких размеров. В ископаемом состоянии найдены, вероятнее всего, костные остатки самцов и самок, и они заметно мельче костей современных животных (3♂♂) из Печоро-Илычского заповедника (табл. 22).

Таблица 22

Абсолютные размеры (в мм) черепа и костей позднеплейстоценового и современного соболя (*Martes zibellina* L.) Северного Урала

Кость	Промеры	Поздний плейстоцен	Современность, среднее, 3 ♂♂, коллекция МГУ
Череп — cranium.	Длина верхнего зубного ряда с резцами	31.9	—
	Длина Pm^4 по коронке .	7.8; 7.9; 9.0	—
Плечевая — humerus.	Макс. длина кости .	62.0	69.3
	Ширина нижнего эпифиза	12.7; 11.7	15.0
Локтевая — ulna.	Макс. длина кости	61.0	68.4
Лучевая — radius.	» » » . .	57.8	56.3
	Ширина верхнего эпифиза	7.2	7.0
	» нижнего »	9.5	9.3
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости	74.0	85.3
	Ширина верхнего эпифиза	12.0	14.5
	» нижнего »	8.9	10.4

Куница — *Martes martes* L.

Различать фрагменты костей конечностей соболя и куницы очень трудно. При сравнении серий скелетов современных животных удалось выделить некоторые характерные признаки, позволяющие отделить кости соболя от куницы. В голоценовых слоях обнаружены остатки того и другого вида. Значит, во второй половине голоцена на Северном Урале обитали уже и соболь, и куница.

Наиболее древние, нижне- и среднеплейстоценовые остатки куницы известны из Западной Европы и Закавказья (Wolf, 1938, 1939; Верещагин, 1959а). В позднеплейстоценовых слоях она обнаружена в Крыму (Пидопличко, 1951). В Скандинавии и Прибалтике куница появилась 8000—4000 лет назад (Цалкин, 1958; Карри-Линдаль, 1964; Паавер, 1965). В последнее тысячелетие она встречалась уже на территории Эстонии, у Ладожского озера, в Архангельской, Московской и Ярославской областях (Юргенсон, 1933). Очевидно, в это же время она появилась на Северном и Среднем Урале. В результате раскопок П. Прокошева (цит. по: В. Н. Павлинин, 1963) остатки куницы обнаружены в Шалинском районе Свердловской области (в первые века нашей эры), в Чермозском районе Пермской области (XI в. н. э.) и в Шигирских торфяниках в Зауралье (2.5—8.0 тыс. лет). Остатки куниц из Канинской и Уньинской пещер датируются самое позднее II тыс. до н. э.

Таким образом, нельзя считать, что соболь вклинился в ареал куницы. Соболь жил на Северном Урале уже в позднем плейстоцене, когда куницы там еще не было. Ее появление на территории Русской равнины произошло, по-видимому, в начале голоцена. Распространению куницы в голоцене на значительной территории европейской части Союза способствовало развитие широколиственных лесов, наступившее в середине голоцена (Нейштадт, 1957). Позже она освоила не только привычные для нее широколиственные, но также мелколиственные и хвойные леса. На Северном Урале уже в голоцене произошло смыкание ареалов соболя и куницы и их частичное перекрывание. Длительное, на протяжении нескольких последних тысяч лет, существование соболя и куницы в пограничных районах их ареалов доказало, что никакого вытеснения или поглощения через гибридизацию не происходит, даже если предположить, что «кидусирование» изредка и имеет место.

Росомаха — *Gulo gulo* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 1 обломок верхней челюсти, 1 нижняя челюсть в коллекции краеведческого музея в Сыктывкаре, 4 клыка, 1 резец, 1 обломок лопатки, 2 обломка лучевой кости, 1 фаланга. Местонахождение: Медвежья пещера.

II. Голоценовый — 31 обломок черепа, 9 обломков нижних челюстей, 72 изолированных зуба, 20 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская и Уньинская пещеры.

Многочисленные костные остатки росомах известны уже в раннем плейстоцене из пещер южной и средней полосы Западной Европы (Wolf, 1938, 1939) и на Кавказе, в пещере Кударо I (Верещагин, 1959а). Кости росомахи обнаружены в позднепалеолитических стоянках Крыма, Украины, Кавказа, Южного Урала и Алтая (Пидопличко, 1951). Немногочисленные фрагменты из бассейна Алдана (Вангенгейм, 1961) найдены в слоях, датируемых самым концом раннего плейстоцена по шкале В. И. Громова и др. (1958), что соответствует, по-видимому, концу среднего или началу позднего плейстоцена по системе, разделяющей плейстоцен на ранний, средний и поздний (Герасимов и Марков, 1939; Цейнер, 1963). Последнее деление принято и в данной работе.

В позднеплейстоценовое время росомаха жила и на Северном Урале (Кузьмина, 1966а). Этот вид сохранился здесь на протяжении всего голоцена вплоть до современности, хотя юго-западная граница его распространения в течение голоцена отступила в северном и северо-восточном направлении (Кириков, 1960).

О размерах позднеплейстоценовых росомах Северного Урала можно судить пока только по длине Pm^4 (20.5 мм) и ширине верхнего эпифиза лучевой кости (17.5 мм; 17.0 мм) (табл. IV, *14—16*).

У современных росомах из нижнего течения р. Оби (сборы В. Фридолина), имеющих Pm^4 такой же длины, основная длина черепа равна 135.0 мм, а взрослый самец из Архангельской области (колл. ЗИН, № 10083), у которого ширина верхнего эпифиза лучевой кости тоже 17.0 мм, имел основную длину черепа 136.0 мм. На основании таких аналогий можно считать, что вымершие росомахи Северного Урала были довольно крупны и основная длина их черепа колебалась в пределах 135.0—137.0 мм.

Голоценовые росомахи Северного Урала в среднем были мельче (табл. V, *1—4*). Основная длина их черепов по 6 экземплярам равнялась 126.8 мм. Длина Pm^4 составляла в среднем 19.4 мм. Современные животные этих же районов крупнее голоценовых (табл. 23). Основная длина черепа увеличилась до 134.2 мм, длина Pm^4 стала 20.7 мм, т. е. отличия достигли ста-

Таблица 23

Абсолютные размеры (в мм) черепа и бакулум голоценовых и современных росомах (*Gulo gulo* L.)

Промеры	Северный Урал, голоцен			Архангельская область, Северный Урал, устье Оби, современность			t
	n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	
Основная длина черепа	6	121.0—141.0	126.8±3.11	8	130.0—138.0	134.2±0.91	2.28
Кондило-базальная длина черепа	6	132.0—152.0	137.3±3.17	8	143.0—149.0	146.3±0.92	2.72
Длина верхнего зубного ряда	8	56.0— 65.0	60.1±1.07	9	61.0— 66.0	63.0±0.51	2.42
Длина верхнего зубного ряда без i	8	47.0— 54.0	50.3±0.94	9	51.0— 55.0	52.9±0.46	2.49
Длина Pm^4 по коронке	11	17.5— 21.7	19.4±0.37	9	20.0— 21.5	20.7±0.22	2.96
» твердого нёба	7	69.5— 81.0	73.6±1.58	9	75.0— 80.0	77.2±0.53	2.16
Ширина черепа в Pm^4	8	57.0— 70.0	62.1±1.61	9	62.0— 67.0	64.2±0.50	1.24
» хоан снаружи	11	17.0— 19.5	18.3±0.27	9	18.0— 21.0	19.0±0.32	1.68
» в слуховых проходах	10	64.0— 83.0	71.5±1.92	8	72.0— 77.5	75.1±0.46	1.83
Ширина в клыках	6	36.0— 45.0	39.2±1.40	9	39.0— 42.0	40.7±0.36	1.04
Межглазничная ширина	4	36.0— 44.0	38.4±1.91	8	38.0— 41.5	40.4±0.45	1.02
Заглазничная ширина	3	31.0— 37.5	33.2±2.16	6	31.2— 35.0	33.5±0.70	0.14
Длина нижней челюсти без i	3	93.0—104.0	99.0±2.98	7	97.0—100.0	99.1±0.46	0.03
Длина нижнего зубного ряда без i	4	59.0— 66.0	63.5±1.55	7	62.0— 64.0	62.8±0.34	0.44
Длина M_1 по коронке	4	21.0— 23.7	22.4±0.59	7	21.0— 22.5	21.6±0.28	1.23
Высота челюсти позади M_1	3	23.0— 26.0	25.0±1.00	7	23.8— 25.5	24.9±0.27	0.09
Длина бакулум	2	86.7; 90.0	—	—	—	—	—

тистически достоверного уровня. Размеры современных животных стали сходными с размерами позднеплейстоценовых.

Относительное количество костных обломков росомахи в позднеплейстоценовых слоях Медвежьей пещеры составляло 0.05%. В голоценовых слоях ее остатки составили уже 2.1%, т. е. численность росомахи в голоцене возросла в десятки раз по сравнению с поздним плейстоценом. В настоящее время росомаха — обычный, но немногочисленный вид на Северном Урале. В Печоро-Илычском заповеднике на 10 тыс. га лесной площади встречается одна особь (Теплов, 1955).

Родиной росомахи принято считать горные леса побережий Средиземного моря (Смирнов, 1923—1924; Пидопличко, 1951; Верещагин, 1959а). Отсюда на протяжении плейстоцена она расселилась по Западной и Восточной Европе и Сибири. Резкое увеличение численности росомахи в голоцене на Северном Урале может свидетельствовать о продолжении расселения вида и об освоении им новых, таежных биотопов.

Большую роль в быстром расселении росомахи по северу Евразии, возможно, сыграла малая весовая нагрузка на след (22 г на 1 см², по данным В. П. Теплова, 1955), позволившая ей освоить обширные пространства тайги с ее глубокими и рыхлыми снегами. Единственное, что напоминает о происхождении росомахи из горных лесов Южной Европы, — ее стремление устраивать свои логова в пещерах, среди скал, на крутых склонах и каменистых россыпях, что неоднократно отмечалось в русской

и зарубежной литературе (Westerlund, 1896; Флеров, 1933; Насимович, 1948; Теплов, 1955; Krott, 1959; Строганов, 1962, и др.).

Выдра — *Lutra lutra* L.

Материал. Голоценовый — 9 обломков черепа, 12 обломков нижних челюстей, 19 изолированных зубов, 60 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская, Уньинская, Первокаменная пещеры.

Костные остатки выдры известны из плейстоценовых отложений многочисленных пещер Западной Европы и в южной Грузии (Wolf, 1939; Векуа, 1962). В позднеплейстоценовых отложениях она встречалась в низовьях Дона и в Кизеловской пещере на Северном Урале (Верещагин, 1957б, 1959а). Голоценовые остатки выдры немногочисленны, но встречаются во многих неолитических стоянках и поселениях более поздних эпох в Прибалтике, на Русской равнине и на Урале. Обнаружение костей выдры в голоценовых слоях исследуемых пещер на Северном Урале свидетельствует о ее значительном распространении к северу.

Приспособления выдры к полуводному образу жизни возникли, по-видимому, очень давно — в плиоцене, так как на протяжении всего четвертичного периода не произошло сколько-нибудь заметных морфологических изменений в строении черепа. Промеры раннеплейстоценовых выдр из Южной Грузии показали, что они очень близки к современным. Еще больше сходства у голоценовых и современных выдр, что отчетливо продемонстрировано на прибалтийском материале (Паавер, 1965).

В сборах по Северному Уралу большое число костей взрослых животных сохранилось целиком (табл. V, *7—15*), что позволило их измерить (табл. 24 и 25). Голоценовые выдры Северного Урала морфологически очень близки к голоценовым выдрам Прибалтики и к современным. Животные уральской популяции немного мельче прибалтийских.

Колебания размеров локтевой и бедренной костей выдр Северного Урала, достигающие 7—10%, свидетельствуют о значительной индивидуальной и половой изменчивости взрослых животных, что отмечал также К. Л. Паавер (1965).

В настоящее время выдра обитает во всех реках Печоро-Илычского заповедника. Более многочисленна она в горном районе и в районе темнохвойных лесов, где на 100 км течения реки встречается 17 особей (Теплов, 1953).

Таблица 24

Абсолютные размеры (в мм) черепа голоценовой выдры (*Lutra lutra* L.) из Канинской пещеры, Северный Урал

Промеры	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
Длина верхнего зубного ряда (полная)	41.0	43.0	—	—
Длина верхнего зубного ряда без i	33.0	36.0	—	—
» Pm^4 по коронке	11.4	11.5	11.0	—
» твердого нёба	49.5	51.0	—	—
Ширина черепа в Pm^4	34.0	34.5	—	—
» хоан снаружи	13.4	13.7	13.5	—
» в клыках	26.5	27.3	—	—
Заглазничная ширина . .	14.0	14.5	—	—
Длина нижней челюсти без i . .	67.5	62.2	65.5	67.0
» нижнего зубного ряда без i	41.5	38.5	40.0	42.0

Таблица 25

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей голоценовой выдры (*Lutra lutra* L.)

Кость	Промеры	Северный Урал			Восточная Прибалтика (Паавер, 1965)		
		n	lim	M ± m	n	lim	M ± m
Лопатка — scapula.	Диаметр суставной поверхности через шишковидный бугор	3	14.8—16.5	15.8±0.52	—	—	—
Плечевая — humerus.	Макс. длина от головки	2	73.0—75.0	74.0 —	26	73.0—95.0	83.4
	Ширина нижнего эпифиза	4	22.7—23.8	23.5±0.28	36	21.0—30.0	26.9
Лучевая — radius.	Макс. длина кости	4	53.0—62.0	58.3±2.28	8	54.0—65.0	60.0
	Ширина верхнего эпифиза	4	10.2—12.3	11.1±0.44	11	10.0—12.0	11.2
	Ширина нижнего эпифиза	4	11.3—13.6	12.5±0.65	8	11.0—14.0	12.9
Локтевая — ulna.	Макс. длина кости	6	70.0—84.0	74.6±2.17	—	—	—
	Передне-задний диаметр локтевого отростка	6	12.0—16.0	13.5±0.37	—	—	—
Тазовая — pelvis.	Длина подвздошной кости	4	43.6—48.0	45.3±0.94	—	—	—
	Длина седалищной кости	3	37.0—38.2	37.7±0.38	—	—	—
Бедренная — femur.	Длина кости от головки	5	69.0—86.4	75.5±2.98	14	73.0—93.0	83.3
	Ширина нижнего эпифиза	5	18.2—23.5	20.2±0.92	16	20.0—27.0	23.8
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости	1	—	83.5 —	8	83.0—99.0	93.2
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	20.0 —	10	18.0—25.0	20.9
	Ширина нижнего эпифиза	2	14.5; 14.6	14.55 —	10	13.0—16.0	14.5
Пяточная — calcaneus.	Макс. длина кости	3	25.0—26.6	26.2±0.61	—	—	—

Зайцы — *Lepus tanaiticus* Gureev и *L. timidus* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 34 обломка черепа, 140 обломков нижних челюстей, 750 изолированных зубов, 4050 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская, Фигурная, Ажурная пещеры и грот Б. Дроватница.

II. Голоценовый — 15 обломков черепов, 17 обломков нижних челюстей, 53 зуба, 542 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская, Уньинская и Первокаменная пещеры.

Ископаемые костные остатки зайцев широко известны из пещер и стоянок Западной и Восточной Европы. Более древней формой считалась близкая к русаку (*Lepus europaeus*). Происхождение беляка (*L. timidus*) неясно. «Морфологическая близость беляка к русаку дает основание думать, что предками русака и беляка были плиоценовые зайцы бореального пояса» (Пидопличко, 1951, стр. 91).

Позднеплейстоценовые зайцы Русской равнины отличались некоторыми морфологическими признаками от современных зайцев-беляков. Так,

длина нижнего зубного ряда и высота нижней челюсти за M_3 у вымерших зайцев была больше, чем у современных. Наибольшая разница заметна в высоте нижней челюсти у Pm_3, причем нижняя челюсть в этом месте у плейстоценового зайца на 17% выше, чем у современного. Передняя часть нижней челюсти, включающая диастему и резцы, резко поднята вверх. Угловая лопасть нижней челюсти сильно развита.

Указанные признаки были выявлены А. А. Гуреевым (1964) у поздне-плейстоценовых зайцев, живших на Южном Урале. Остатки их нижних челюстей были найдены между пос. Январцево и Уральском на пляжах р. Урал. Сходное строение нижней челюсти было обнаружено у вымерших зайцев европейской части СССР из местонахождений у Новгород-Северского и в Костенках Воронежской области (рис. 7). Этот заяц отнесен к новому виду, который был назван А. А. Гуреевым *Lepus tanaiticus* — «донской заяц».

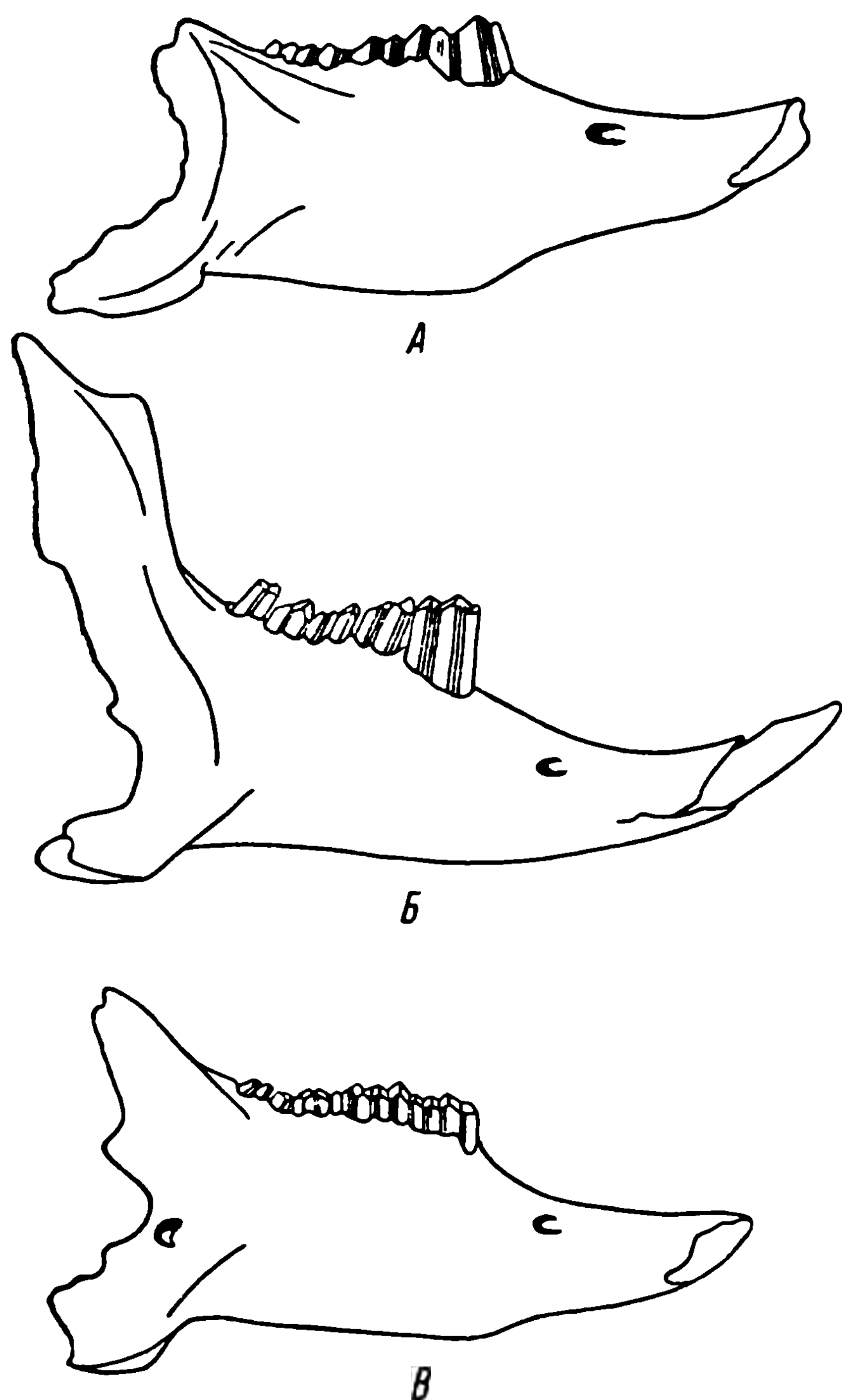


Рис. 7. Нижние челюсти зайцев.

А — донской заяц — *Lepus tanaiticus* Gureev из Медвежьей пещеры, поздний плейстоцен; *Б* — заяц-беляк — *L. timidus* L. из голоценовых слоев Канинской пещеры; *В* — донской заяц, Костенки XIV, IV слой, поздний плейстоцен.

Вымерший заяц Северного Урала (табл. VI, *10—16*), судя по описанию, рисункам и сравнению костей конечностей и нижних челюстей, очень похож на плейстоценового зайца Южного Урала и центральных и южных районов европейской части СССР. Высота нижней челюсти у Pm_3 у *Lepus tanaiticus* Gureev 16.0—19.8 мм, а у североуральского зайца — 16.8—20.5 мм; высота за M_3 соответственно — 18.5—20.2 мм у одного и 17.3—20.2 мм у другого; длина нижнего зубного ряда 18.3—22.2 мм и 20.0—22.2 мм. Вымерший заяц Северного Урала морфологически представлял однородную популяцию и, судя по размерам нижней челюсти, приближался к наиболее крупным представителям плейстоценового донского зайца Русской равнины и Южного Урала.

Длина голени *L. tanaiticus* — 160—165 мм, длина таза — 105 мм (Гуреев, 1964). Длина двух целых большеберцовых костей североуральского зайца — 141 и 150 мм (табл. 26).

Коэффициент достоверности различия плейстоценового и голоценового зайцев Северного Урала по отдельным промерам в несколько раз превосходит величину, достаточную для доказательства различий этих двух выборок. К таким промерам относятся длина нижнего зубного ряда (t=2.86), высота челюсти у Pm_3 (t=7.22), размеры суставной ямки лопатки (t=5.90; t=8.78), максимальная ширина нижнего эпифиза плеча (t=9.50) и ширина верхнего эпифиза лучевой кости (t=6.83). Достоверны различия и в ширине нижнего эпифиза бедренной кости (t=2.67). Однако трансгрессия вышеупомянутых признаков доходила иногда до 30—74%. Такая степень захождения признаков при величине выборок от 15 до 40 повторностей свидетельствует о большой степени изменчивости сравниваемых популяций и их близком родстве (рис. 8).

Таблица 26

Абсолютные размеры (в мм) нижней челюсти и костей конечностей плейстоценового и современного зайцев (подрод *Lepus*) на Северном Урале

Кость	Промеры	*Lepus tanaiticus* Gureev			*Lepus timidus* L.			t
		поздний плейстоцен			голоцен, современность			
		n	lim	M ± m		lim	M ± m	
Нижняя челюсть — mandibula.	Длина зубного ряда	15	20.0—22.2	21.3±0.18	13	19.7—21.8	20.6±0.17	2.86
	Высота челюсти у Pm_3	18	16.8—20.5	18.1±0.24	13	14.3—17.8	15.4±0.28	7.22
	» » за M_3 . . .	13	17.3—20.2	18.4±0.29	13	16.3—19.1	17.5±0.25	2.41
Лопатка — scapula.	Макс. диаметр суставной ямки	39	11.0—13.7	12.5 ±0.08	7	10.7—11.8	11.4 ±0.16	5.90
	Диаметр суставной ямки с шишковидным бугром	39	12.6—16.5	14.6 ±0.13	7	11.9—13.2	12.6 ±0.18	8.78
Плечевая — humerus.	Макс. длина от головки	—	—	—	5	97.7—109.0	104.2 ±2.24	—
	Ширина нижнего эпифиза	30	11.9—14.0	13.0 ±0.09	14	11.0—12.7	12.1 ±0.04	9.50
Лучевая — radius.	Макс. длина кости .	3	110.7—118.0	114.7 ±2.13	6	112.8—118.5	115.2 ±0.93	0.23
	Ширина верхнего эпифиза	18	9.2—10.3	9.8 ±0.08	12	8.6— 9.7	9.0 ±0.09	6.83
	» нижнего »	4	11.0—11.8	11.3 ±0.20	6	9.8—10.8	10.4 ±0.14	0.22
Бедренная — femur.	Макс. длина от головки	—	—	—	6	113.6—129.2	120.9 ±2.67	—
	Ширина нижнего эпифиза	4	19.7—20.5	20.1 ±0.17	6	18.2—20.1	19.3 ±0.25	2.67
Большая бедрцовая — tibia.	Макс. длина кости .	2	141.0—150.0	145.5	11	134.0—158.0	146.2 ±2.22	—
	Ширина верхнего эпифиза	3	19.0—19.6	19.2 ±0.20	13	18.6—20.8	19.7 ±0.19	1.38
	» нижнего »	25	14.3—17.2	15.9 ±0.16	22	14.2—16.7	15.4 ±0.14	2.34
Таранная — astragalus.	Макс. длина кости	9	15.5—18.0	16.5 ±0.25	2	16.4—17.2	16.8 —	—
Пяточная — calcaneus.	» » »	40	31.8—36.8	33.6 ±0.18	20	31.0—35.4	33.3 ±0.33	0.92

Для категорического разделения сравниваемых выборок на два различные вида этих данных может показаться недостаточно. Но, поскольку расхождение признаков коснулось и зубной системы, менее изменяющейся под воздействием внешних условий среды, чем дистальные отделы конечностей, вполне возможно, что мы имеем дело уже с двумя различными видами, произошедшими один из другого на протяжении от позднего плейстоцена до современности. Поэтому вымершего зайца Северного Урала я отнесла к виду *Lepus tanaiticus* Gureev, а голоценового зайца из тех же мест — к виду *L. timidus* (табл. VI). Видимо, морфологическое строение донского зайца (*L. tanaiticus*) на протяжении последнего периода плейстоцена постепенно изменялось и привело к новой форме — хорошо известному зайцу-беляку, который в настоящее время живет в тех же районах, где некогда обитал *L. tanaiticus*. Предположение о происхождении беляка путем дивергенции от *L. tanaiticus* и о вымирании последнего кажется мне менее вероятным. В случае дивергенции в позднеплейстоценовых слоях должны были бы находиться кости обеих форм, а пока обнаружены только остатки *L. tanaiticus*.

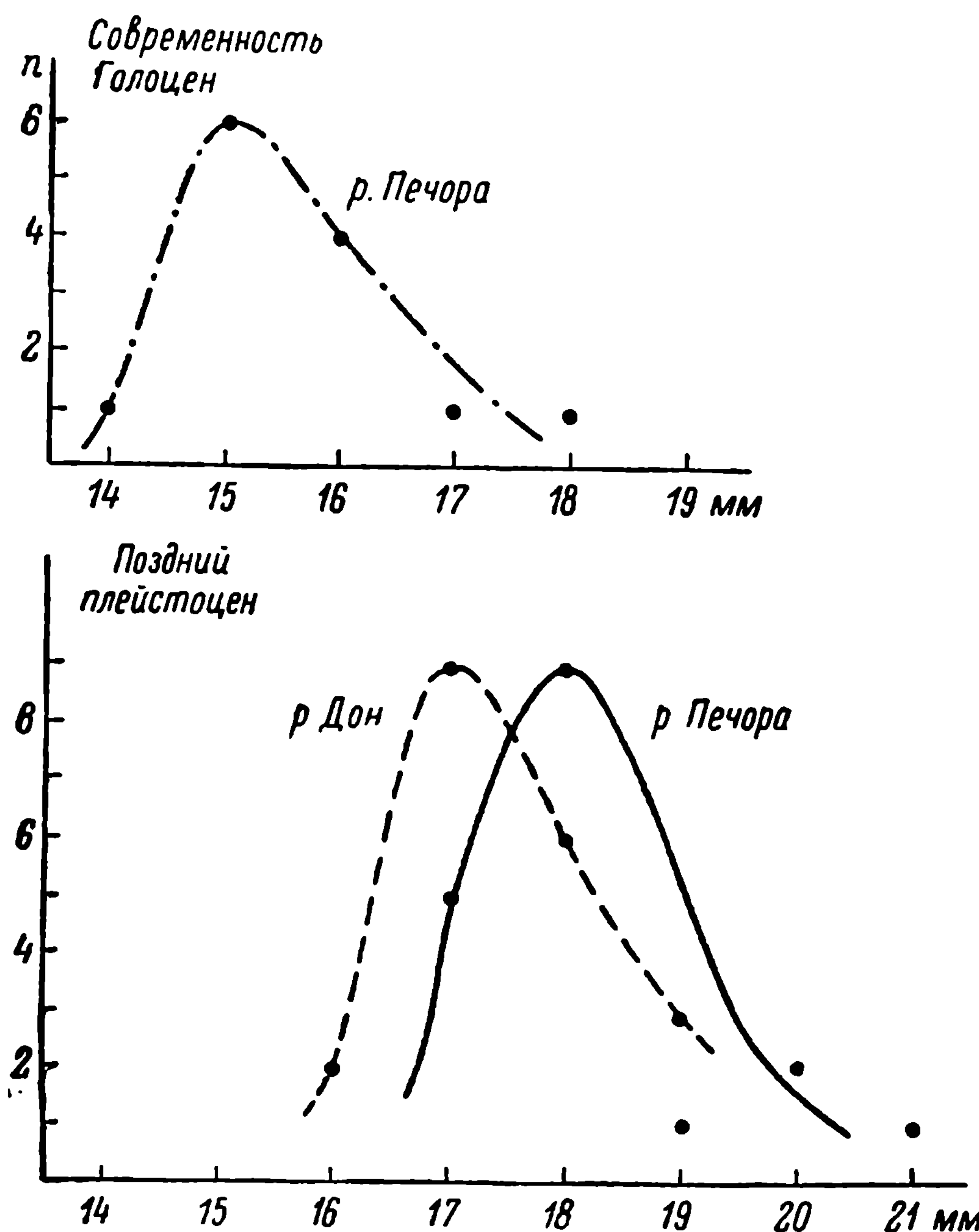


Рис. 8. Высота челюсти зайцев у Pm^3.

В настоящее время на территории Печоро-Илычского заповедника и во всей Коми АССР заяц-беляк — обычный вид. Он встречается по вырубкам и зарастающим гарям, главным образом сосновых боров. Нередок в высокогорных районах, в березовом криволесье и в кустарниковой тундре. Зимой встречается в березняках, летом выходит на небольшие луга по берегам рек (Теплов и Теплова, 1947).

В связи с вырубкой лесов меняется ландшафт Коми АССР, особенно в ее южных районах. Вырубки зарастают мелколиственными породами деревьев — осиной и березой. Увеличивается площадь распаханных земель, особенно по берегам рек. Постепенно сплошные лесные массивы разделяются на небольшие острова леса. Это способствует расселению различных видов млекопитающих, не свойственных таежному териокомплексу. Так, на территории Коми АССР появился заяц-русак (*Lepus europaeus* Pallas). В самом южном Летском районе в 1949 г. было заготовлено несколько шкурок этого зверька (Остроумов, 1951). Его расселение продолжается.

Степная пищуха — *Ochotona pusilla* Pall.

Материал. Плейстоценовый — 229 обломков нижних челюстей, 5 обломков верхних челюстей, 48 костей конечностей. Местонахождение: Медвежья пещера.

Ископаемые челюсти пищух из Медвежьей пещеры очень малых размеров. Среди современных пищух самой мелкой считается степная пищуха (*Ochotona pusilla* Pall.). К ней по размерам приближается северная пищуха (*Ochotona alpina* Pall.). Степную пищуху можно отличить по

следующим признакам. Ее зубы очень массивны по отношению к величине челюсти; слои эмали в призмах зуба очень толстые; отверстие кровеносного сосуда — foramen mentale — расположено против середины зубного ряда; высота челюсти почти одинаковой величины на всем протяжении зубного ряда и особенно за последним коренным. При почти сходной длине зубного ряда современных степной и северной пищух челюсть северной пищухи выглядит более низкой и вытянутой в длину. Кроме того, у северных пищух высота челюсти перед Pm_4 на 10—11% больше, чем за последним коренным.

Все перечисленные признаки четко прослеживаются на челюстях пищух из Медвежьей пещеры (рис. 9), что позволяет отнести их к виду *Ochotona pusilla* Pall. (Кузьмина, 1965). Пищухи, живущие в настоящее время на восточных склонах Северного Урала (Флеров, 1927), принадлежат к другому виду — *Ochotona alpina* Pall.

Ископаемые остатки степной пищухи известны из средне- и позднеплейстоценовых отложений Русской равнины: из долины р. Десны, нижнего течения р. Камы, с пляжей Нижнего Дона и Нижнего Урала, а также из пещер Крыма (Пидопличко, 1938; Громов, 1948; Громов, 1957а, 1957б, 1957в).

Начиная с позднего плейстоцена ареал степной пищухи постепенно сокращался, отступая к югу и юго-востоку. В наши дни степная пищуха встречается только по отрогам Южного Урала, в Уральских степях на юг до села Январцева, под Уральском и в Восточном Казахстане.

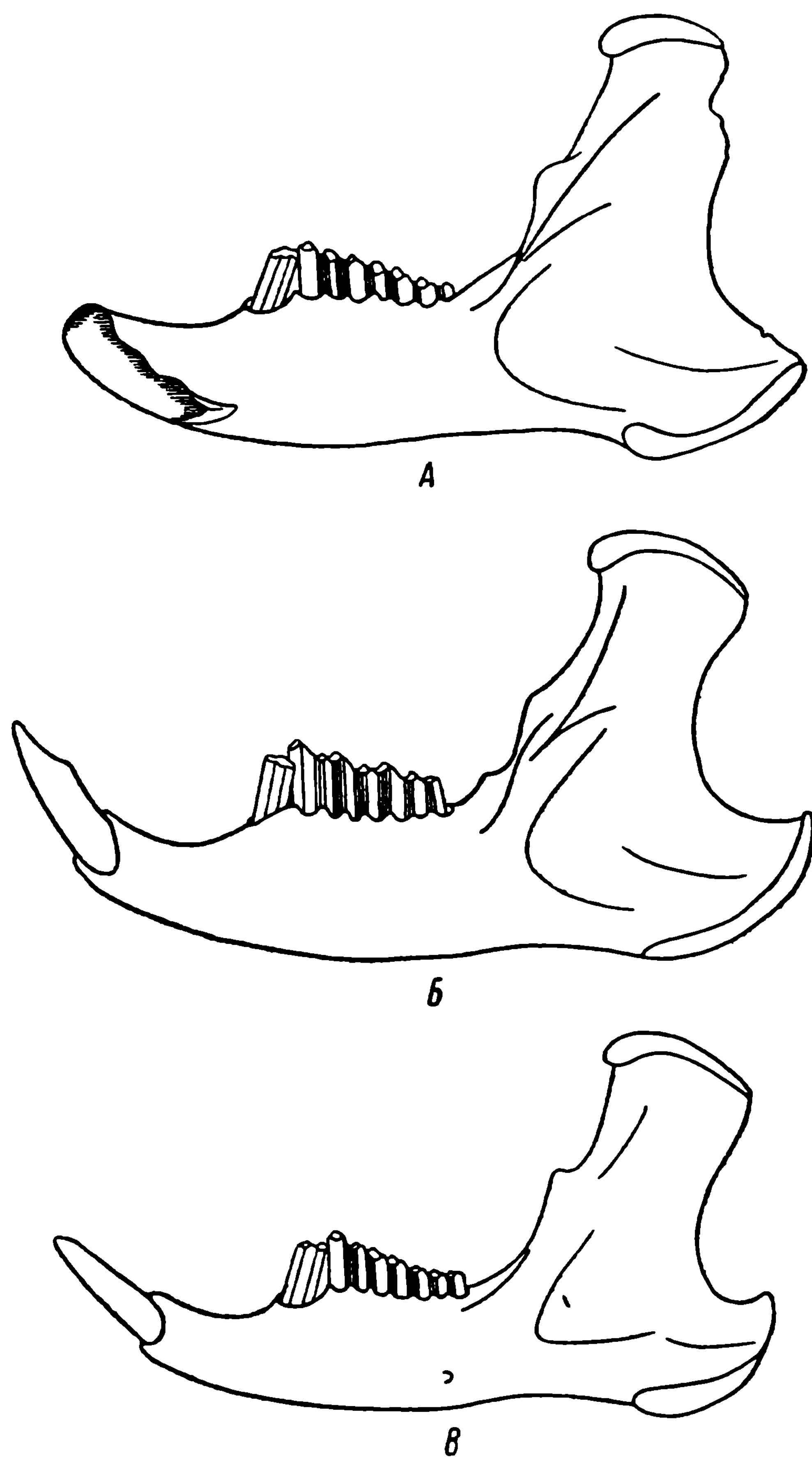


Рис. 9. Нижние челюсти пищух. Увел. 4.5.

Степная пищуха *Ochotona pusilla* Pall.: *А* — поздний плейстоцен, Медвежья пещера, *Б* — современность, Восточный Казахстан, № 45983 ЗИН; *В* — северная пищуха *O. alpina* Pall. современность, Таймыр, № 25160 ЗИН.

Причина сокращения ареала степной пищухи заключалась, по-видимому, в уменьшении степных пространств на Русской равнине в голоценовое время, занимавших в позднем плейстоцене значительно бо̀льшую площадь.

Для выяснения различий между вымершими и современными степными пищухами отобраны нижние челюсти. В большинстве случаев резцы и Pm_3 выпали из альвеол. Задний край сочленовного и углового отростков тоже, как правило, деформирован.

Размеры нижних челюстей степных пищух Северного Урала и современных зверьков, пойманных в 35 км от Кувандыка в Оренбургской области, оказались довольно сходными (табл. 27), а отличия в длине зубного ряда едва достигли статистически достоверного уровня.

По строению нижней челюсти и длине зубного ряда позднеплейстоценовые зверьки из Новгород-Северского очень близки к современным

Таблица 27

Абсолютные размеры (в мм) нижней челюсти и костей конечностей плейстоценовой и современной степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall.)

Кость	Промеры	Северный Урал, поздний плейстоцен			Оренбургские степи, современность			t
			lim	M ± m		lim	M ± m	
Нижняя челюсть — mandibula.	Длина зубного ряда . .	25	6.9— 8.0	7.52 ±0.05	18	7.0— 8.1	7.34 ±0.05	2.55
	Высота челюсти перед Pm_4	25	4.8— 5.8	5.18 ±0.05	18	4.5— 5.9	5.17 ±0.09	0.10
	» » за M_3	24	4.7— 6.0	5.18 ±0.04	18	4.5— 5.8	5.12 ±0.09	0.61
	Высота в сочленовном отростке	17	14.4—15.8	15.27 ±0.08	18	14.0—16.8	15.26 ±0.22	0.04
Плечевая — humerus.	Макс. длина от головки	7	22.0—23.2	22.50 ±0.17	—	—	—	—
	Ширина нижнего эпифиза	12	3.7— 4.2	4.00 ±0.04	—	—	—	—
Бедренная — femur.	Макс. длина от головки	29	24.1—28.6	25.76 ±0.19	—	—	—	—
	Ширина нижнего эпифиза	37	4.3— 5.3	4.66 ±0.04	—	—	—	—

оренбургским. Нижние челюсти донских пищух занимают промежуточное положение между мелкой новгород-северской формой и крупной крымской. На основании изучения костей конечностей, собранных с пляжей нижнего течения рек Дона и Урала, И. М. Громов (1957б, 1957в) выделил две формы степной пищухи — мелкую и крупную.

Челюсти позднеплейстоценовых степных пищух Крыма отличались и от северо-уральских более длинным зубным рядом и большей высотой челюсти, т. е. большей массивностью. Альвеолярная длина зубного ряда крымских пищух колебалась от 7.4 мм до 8.25 мм, а в среднем равнялась 7.8 мм, по 15 измерениям (Громов, 1961). На основании этих расхождений, может быть, следовало бы крупную форму степной пищухи Крыма, нижнего Дона и Урала считать особым подвидом. Тогда мелкая форма вымершей степной пищухи средней и северной части Русской равнины и современные популяции составили бы другой подвид.

В наши дни на восточных склонах Северного Урала обитает изолированная популяция северной пищухи (*Ochotona alpina* Pall.), отделенная от основного ареала Западно-Сибирской низменностью. Однако какая-то пищуха жила относительно недавно на территории Западно-Сибирской низменности. У с. Елизарова, что ниже слияния Иртыша с Обью, в обнажении № 88, в прослойке детрита палеоботаник М. Г. Кипиани обнаружила обильные копролиты полевок и пищух. Копролиты пищух очень характерны, и спутать их с таковыми полевок трудно.

По мнению М. Г. Кипиани,[1] отложение слоя, содержащего копролиты, произошло во время завершения зырянской стадии оледенения в Западной Сибири. Это соответствует первой половине валдайского оледенения на Русской равнине (Громов и др., 1965). Возможно, что пищухи, следы пребывания которых были обнаружены в обнажении, были предками

[1] Устное сообщение.

современной северной пищухи. Изменения климата и ландшафта на территории Западной Сибири под действием или последнего в плейстоцене оледенения, или морской трансгрессии привели к изменению границ распространения растений и животных (Попов, 1953; Верещагин, 1963а). Можно предположить, что единый плейстоценовый ареал северной пищухи оказался разорванным, а животные уцелели только на восточных склонах Северного Урала и на Средне-Сибирском плоскогорье.

Итак, Северный Урал оказался заселенным пищухами с разных направлений: с юга — степной пищухой (*Ochotona pusilla* Pall.), а с востока — северной (*O. alpina* Pall.).

Бобр — *Castor fiber* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 2 коренных зуба, 1 плечевая кость без эпифизов, 1 плюсневая III, 1 проксимальный конец лучевой кости, 1 диафиз бедра, 2 эпифиза бедра. Местонахождения: Медвежья и Уньинская пещеры.

II. Голоценовый — 46 обломков черепа, 22 обломка нижних челюстей, 98 изолированных зубов, 563 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская и Уньинская пещеры.

Непосредственным предком современного речного бобра явился, по мнению Н. К. Верещагина (1957а, 1959а), таманский бобр (*Castor tamanensis* N. Ver.) из позднеплиоценовых конгломератов Таманского полуострова. Плейстоценовые остатки бобров обычны для Западной Европы, а также Крыма, Украины, Закавказья и Южного Урала в Восточной Европе (Пидопличко, 1951). Обнаружен бобр и в позднеплейстоценовых отложениях пещер Северного Урала. Плейстоценовые остатки печорских бобров немногочисленны и деформированы, что затруднило их морфометрическую обработку (табл. IV, *17—19*).

Большинство костей конечностей голоценовых бобров имеют приросшие эпифизы, но обломанные проксимальные и дистальные концы или целые диафизы, но не приросшие эпифизы, и потому измерение их невозможно. Костные остатки голоценовых бобров принадлежали бобрам различных возрастов, от совсем молодых с едва прорезавшимися коренными зубами до взрослых животных с массивными челюстями и хорошо развитыми гребнями и впадинами, характерными для взрослых и старых животных. Черепа оказались сильно поврежденными и непригодными для промеров (табл. VII). Годными для измерений были только нижние челюсти (табл. 28).

Таблица 28

Абсолютные (в мм) и относительные размеры нижней челюсти позднеголоценовых бобров (*Castor fiber* L.) Северного Урала

Промеры	n	lim	M ± m
Альвеолярная длина зубного ряда	16	30.5—35.8	33.2±0.42
Высота челюсти за Pm_4	14	25.3—29.5	27.6±0.31
Относительная высота челюсти за Pm_4 (в %) к альвеолярной длине зубного ряда	14	78.0—87.0	83.3

В голоцене на Северном Урале обитали животные, альвеолярная длина нижнего зубного ряда которых 30.5—35.8 мм соответствовала аналогичным промерам голоценовых бобров нижнего течения р. Урал. Нижняя челюсть бобра, найденная на пляже в районе Мергеневского, имела длину зубного ряда по альвеолам 34.1 мм, а челюсть с пляжа у Ириновского переката в районе устья р. Кушум — 35.8 мм (Громов, 1957б). Относи-

тельная высота челюсти за Pm_4 у животных нижнего течения р. Урал была соответственно 89.7% и 85.1%. У печорских бобров она колебалась от 78 до 87% по отношению к альвеолярной длине зубного ряда. Таким образом, размеры южноуральских бобров были близки к размерам бобров Северного Урала.

По средней длине зубного ряда североуральские голоценовые бобры мельче прибалтийских (36.1 мм), белорусских (35.3 мм), нижнедонских (35.5 мм), верхнедонских (36.7 мм), днепровских и херсонских (36.2 мм), по данным И. М. Громова (1957б), В. И. Цалкина (1960, 1961, 1963) и К. Л. Паавера (1965).

Бобр — южный по своему происхождению вид — проник в позднем плейстоцене по долинам рек далеко на север, но численность его была низкой. Относительная численность бобра в позднем плейстоцене на Северном Урале была 0.01%. В голоцене она выросла до 11.57%. Резкое увеличение количества костных остатков бобра в голоценовых слоях не случайно. Оно отражает, по-видимому, резкое увеличение численности этого вида в голоцене.

Развитие лесной зоны, особенно в среднем голоцене, когда леса достигли побережья северных морей (Нейштадт, 1957), способствовало расселению бобров и росту их численности. Увеличение размеров бобров в голоцене по сравнению с плейстоценом (Громов, 1957б) свидетельствует также о наступлении в голоцене более благоприятных условий жизни для этого животного и о его процветании.

Копытный лемминг — *Dicrostonyx torquatus* Pall.

Материал. I. Плейстоценовый — 1799 обломков нижних челюстей и кости посткраниального скелета (количество не определено). Местонахождение: Медвежья пещера.

II. Голоценовый — 1 нижняя челюсть. Местонахождение: Уньинская пещера.

Копытные лемминги на протяжении плейстоцена были широко распространены в Западной Европе, на юге Русской равнины — на Украине и в Смоленской области — и на Алтае (Виноградов, 1922; Підоплічко, 1938, 1951; Громов, 1957а). Очень многочисленны костные остатки копытного лемминга в позднеплейстоценовых слоях Медвежьей пещеры на Северном Урале. В голоценовых слоях Уньинской пещеры обнаружена всего одна нижняя челюсть, что свидетельствует о почти полном исчезновении копытного лемминга в данном районе к среднему голоцену.

В целях сравнения североуральских животных с известными в литературе измерение длины зубного ряда проведено по альвеолам. Колебания длины зубного ряда велики — от 7.0 до 8.7 мм (табл. 29). У зверьков из позднепалеолитической стоянки Новгород-Северский она составила 7.0—7.7 мм, из Мезинской стоянки на р. Десне — 8.5—8.7 мм (Підоплічко, 1938). Нижняя челюсть копытного лемминга из-под с. Красновидова на Волге имела 7.65 мм, а из пещер юго-западного Алтая — 7.1—7.9 мм (Виноградов, 1922; Громов, 1957а). Таким образом, размеры длины зубного ряда среднерусских и алтайских животных укладывались в пределы североуральских копытных леммингов.

Длина M_1 по коронке у животных из Медвежьей пещеры равнялась 3.2—4.0 мм и в среднем 3.5 мм, что составило 44.5—50.0% и в среднем 46.5% от альвеолярной длины зубного ряда. Эти цифры свидетельствуют о том, что относительная длина первого коренного зуба нижней челюсти постепенно увеличивалась на протяжении от позднего плейстоцена к современности, так как современные копытные лемминги севера европейской части СССР и Таймыра имеют эту величину в среднем равной соответственно 49.1 и 47.8% (Громов, 1957а).

Таблица 29

Абсолютные (в мм) и относительные размеры нижней челюсти копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.)

Промеры	Северный Урал, Медвежья пещера, поздний плейстоцен			Красновидово на Волге, поздний плейстоцен (Громов, 1957а)
	n	lim	M ± m	
Альвеолярная длина зубного ряда	25	7.0— 8.7	7.6±0.09	7.65
Длина M_1 по коронке	25	3.2— 4.0	3.5±0.04	—
Относительная длина M_1 (в %)	25	44.5—50.0	46.5	45.7

Промеры	Новгород-Северский, поздний плейстоцен (Підоплічко, 1938)			Север европейской части СССР, современные (Громов, 1957а)		
	n	lim	M	n	lim	M
Альвеолярная длина зубного ряда	11	7.0— 7.7	7.4	10	6.4—7.2	6.8
Длина M_1 по коронке	9	3.4— 4.0	3.6	—	—	—
Относительная длина M_1 (в %)	11	44.1—52.0	48.6	10	47.0—51.9	49.1

Мамонт — *Mammuthus primigenius* Blum.

Материал. Плейстоценовый — 96 мелких обломков черепа, 33 обломка нижних челюстей, 71 обломок коренных зубов, 267 обломков бивней, 1908 обломков костей посткраниального скелета, из которых 1268 — мелкие обломки трубчатых. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская, Аньюская, Ажурная пещеры, грот Б. Дроватница, стоянка Бызовая.

Мамонт был типичным представителем фауны млекопитающих Европы и Азии в четвертичном периоде. Места находок ископаемых костей этого животного так многочисленны, что невозможно их перечислить. Часто встречались кости мамонта в бассейнах рек Северной Двины, Сухоны, Вычегды, Мезени, Печоры, Ижмы и Усы (Смирнов, 1937). Поэтому обна-

Таблица 30

Абсолютные размеры (в мм) зубов мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) из Бызовой, Средняя Печора

Промеры	M^6 левый	M^6 левый	M^{5-6} левый	M_6 правый	M_3 левый	M_3 левый
Длина коронки, измеренная перпендикулярно эмалевым «карманам» .	222	220	—	240	—	—
Максимальная ширина коронки по эмалевой петле	76	98	71	82	60	65
Высота зуба без корня	145	130	136	120	75	70
Общее число эмалевых «карманов» . . .	26	24	—	27	—	—
Число эмалевых «карманов» на 10 см, взятых перпендикулярно к ним	11	11	10	9	9	9
Средняя толщина одного «кармана»	8.5	9.2	—	8.9	—	—

Примечание. Термин «карман» предложен Н. К. Верещагиным (1959а).

ружение костных остатков мамонта на новых стоянках палеолитических охотников на Верхней и Средней Печоре вполне закономерно (табл. VIII).

Основное внимание зоологов, изучающих ранних и поздних слонов Евразии, было обращено на зубы, строение которых позволяет определить вид. По методике И. А. Дуброво (1960), частично измененной по совету В. Е. Гаррутта, были сделаны измерения верхних и нижних зубов (табл. 30).

Большое количество эмалевых «карманов» в последних коренных зубах (24—26 в верхних и 27 в нижнем) и тонкость стенок эмали характерны для мамонта позднего типа, типичного представителя позднеплейстоценового териокомплекса.

Измерение наиболее сохранившихся костей конечностей показало значительную индивидуальную и, по-видимому, половую изменчивость (табл. 31). Это особенно ярко проявилось в размерах большой берцовой кости. Прирастание эпифизов костей происходит у мамонта в сравнительно позднем возрасте по сравнению с другими видами млекопитающих. Четыре из пяти экземпляров костей не имели нижнего эпифиза. Значит, они принадлежали взрослым, но совсем не старым животным. Длиной (без эпифиза) 450—470 мм отнесены к самкам, 590 мм — самцу. Пятая большая берцовая кость с обоими приросшими эпифизами имела в длину 510 мм и принадлежала, по-видимому, старой самке. Костей карликовой формы мамонта обнаружить не удалось, несмотря на обильный остеологический материал. Возможно, что за карликовую форму принимают взрослых самок. Время полного вымирания мамонта на Северном Урале пока не установлено.

Таблица 31

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) из Бызовой на Средней Печоре

Кость	Промеры	n	lim	M
Лопатка — scapula.	Макс. длина кости	4	560.0—750.0	682.0
	» диаметр суставной поверхности	14	135.0—210.0	173.0
	Мин. диаметр суставной поверхности	14	66.0—112.0	91.0
Плечевая — humerus.	Ширина нижнего эпифиза .	4	203.0—250.0	228.0
Локтевая — ulna.	Макс. длина кости без дистального эпифиза	3	545.0—575.0	560.0
	Длина от медиальной фасетки до дистального конца .	3	465.0—470.0	467.0
	Ширина локтевого отростка	5	143.0—152.0	146.0
	» верхней суставной площадки	7	163.0—196.0	182.0
Лучевая — radius.	Макс. длина кости с эпифизами	1	—	585.0
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	85.0
Четвертая пястная — metacarpale IV.	Макс. длина кости .	1	—	150.0
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	63.0
	» нижнего »	1	—	66.0
Бедренная — femur.	Макс. диаметр головки . .	1	—	151.0
	» ширина нижнего эпифиза	1	—	205.0
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина без дистального »	4	450.0—590.0	504.0
	Ширина верхнего »	5	172.0—190.0	175.0
	Диаметр » »	5	125.0—165.0	144.0
	Ширина нижнего »	1	—	150.0
Пяточная — calcaneus.	Макс. длина кости . . .	1	—	202.0
	Ширина суставной поверхности	1	—	153.0

Лошадь — *Equus caballus* L. (subsp. foss.).

Материал. I. Плейстоценовый — 4 обломка черепа, 13 обломков нижних челюстей, 128 изолированных зубов, 403 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская, Ажурная, Аньюнская пещеры, гроты Фигурный и Б. Дроватница, стоянка Бызовая.

II. Голоценовый — 2 обломка верхней челюсти, 1 обломок нижней челюсти, 16 зубов, 14 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская и Уньинская пещеры.

Лошади рода *Equus* были широко распространены в Европе и Азии на протяжении плейстоцена. Эволюция лошадей, их морфологические и экологические особенности свидетельствуют о том, что они приспособлены к жизни в открытых и полуоткрытых ландшафтах. Обнаружение ископаемых остатков лошадей на Северном Урале и в долине Средней Печоры говорит о том, что и на севере Восточной Европы в позднем плейстоцене

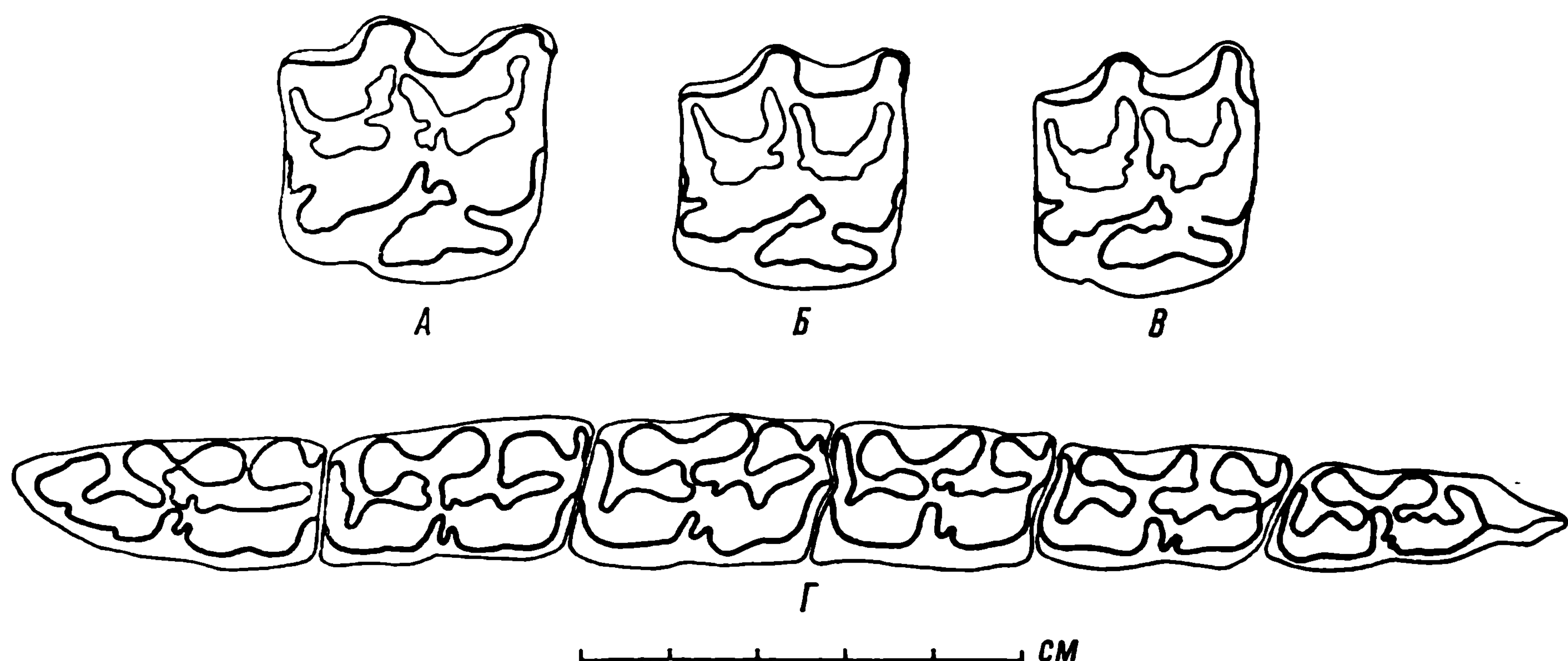


Рис. 10. Верхние (*А*, *Б*, *В*) и нижние (*Г*) зубы лошади *Equus caballus* subsp. foss., поздний плейстоцен, Северный Урал.

существовали условия, благоприятные для этих животных. Исчезновение лошади на Северном Урале произошло, по-видимому, значительно позже, где-то в голоцене. Голоценовые остатки костей лошади из Уньинской и Канинской пещер располагались преимущественно в самых верхних слоях, датированных веком железа. Поэтому они должны быть отнесены к домашней лошади — очень мелкому по сравнению с плейстоценовыми животному. Дальнейшее описание будет касаться только вымершей в плейстоцене лошади (табл. 32; IX, *6—13*).

Отличать фаланги передней и задней конечностей лошадей очень трудно (Громова, 1949; Вангенгейм, 1961; Паавер, 1965). Измерение длины изолированных фаланг передних и задних конечностей и ширины их верхних и нижних эпифизов показывает, что достоверных различий в этих величинах нет. Поэтому в табл. 32 средние величины рассчитаны для каждого вида кости без разделения на фаланги передней и задней конечности.

В позднем плейстоцене на Северном Урале обитала дикая лошадь средних размеров. Рост этих лошадей в холке, вычисленный по В. О. Витту (1952), колебался от 126 до 140 см (табл. 33).

Изолированные зубы верхней челюсти (табл. 34) по рисунку эмалевых петель и размерам сходны с зубами позднеплейстоценовых лошадей Восточной Европы и северной Сибири. Относительная длина протокона коренных зубов (так называемый индекс протокона) колеблется у печорских лошадей в пределах 52.3—60.5%. У позднеплейстоценовых лошадей Восточной Европы (Костенки XII) он составляет 44.2—60.2% на M^1

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей позднеплейстоценовой и Восточной

Кость	Промеры	Северный Урал, Верхняя и Средняя Печора		
		n	lim	$M_1 \pm m_1$
Лопатка — scapula.	Мин. диаметр суставной поверхности . . .	3	47.3—50.0	48.8 ±0.79
	Макс. диаметр суставной поверхности .	3	54.5—61.5	59.0 ±2.25
	Макс. диаметр через шишковидный бугор . .	3	85.0—95.0	90.3 ±2.91
Плечевая — humerus.	Ширина нижнего эпифиза	3	73.0—80.0	76.3 ±2.03
	Диаметр » »	3	86.5—91.0	88.8 ±1.30
Лучевая — radius.	Макс. длина кости .	—	—	—
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	84.0 —
	» нижнего »	1	—	80.0 —
Пястная — metacarpale.	Макс. длина кости . .	6	212.0—224.0	217.6 ±1.75
	Ширина верхнего эпифиза	7	49.0—55.3	52.2 ±0.84
	» нижнего »	6	47.5—54.0	51.4 ±0.95
Бедренная — femur.	Макс. длина от головки	1	—	365.0 —
	Ширина нижнего эпифиза	3	89.0—92.0	90.3 ±0.89
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости .	2	318.0—340.0	329.0 —
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	95.0 —
	» нижнего »	8	66.5—78.0	72.2 ±1.59
Таранная — astragalus.	Макс. длина кости .	8	51.8—61.0	58.0 ±1.00
	Ширина дистального конца	8	50.5—59.0	53.6 ±1.02
Пяточная — calcaneus.	Макс. длина кости	2	103.4—110.0	106.7 —
Плюсневая — metatarsale.	» » » .	5	249.4—268.7	258.7±3.32
	Ширина верхнего эпифиза	10	48.2—56.0	52.4 ±0.90
	» нижнего »	5	47.5—54.3	51.9 ±1.40
Первая фаланга — phalanx I.	Сагиттальная длина по переднему краю . . .	20	68.8—86.2	75.4 ±1.07
	Ширина верхнего эпифиза	20	50.0—62.0	56.1 ±0.75
	» нижнего »	20	42.8—49.3	45.5 ±0.51
Вторая фаланга — phalanx II.	Сагиттальная длина по переднему краю . .	9	35.0—41.5	38.6 ±0.77
	Ширина верхнего эпифиза	10	45.0—58.5	54.6 ±1.23
	» нижнего »	8	48.0—53.5	51.0 ±0.76
Третья фаланга — phalanx III.	Сагиттальная длина по переднему краю . . .	9	49.0—60.0	54.4 ±1.28
	Ширина суставной поверхности .	9	45.5—54.6	51.1 ±1.08
	Диаметр суставной поверхности	9	26.0—31.5	28.3 ±0.67

и 49.0—62.5% на M^2. Длина протокона коренных зубов сибирских лошадей колеблется от 51.8 до 61.2% (Громова, 1949). Таким образом, приведенные цифры одного порядка и сходны для лошадей всех трех групп.

В шурфе № 1 горизонта 2 грота Фигурный на р. Илыч шесть изолированных зубов нижней челюсти несомненно принадлежали одной особи (рис. 10). Длина зубного ряда на уровне альвеол равнялась 178 мм. Современная лошадь Восточной Сибири с р. Яны (колл. ЗИН, № 4051), имеющая такую же длину нижнего зубного ряда, имела основную длину черепа 470 мм. И. Д. Черский (1891) относил таких лошадей в группу среднего роста, причем длине черепа в 470 мм должна соответствовать высота в холке 140 см. По-видимому, это максимальная высота, которой могли достигать печорские лошади в позднем плейстоцене.

Для сравнения в табл. 32 приведены данные о размерах костей конечностей донской и восточносибирской лошадей позднего плейстоцена. Донская лошадь отличалась от североуральской более крупными разме-

Таблица 32

лошади (*Equus caballus* L., subsp. foss.) Северного Урала, Русской равнины
Сибири

Средний Дон, Костенки XII, слой I			(t_{1-2})	Бассейн Алдана, Вилюя, Яны (обработанные данные Э. А. Вангенгейм, 1961)			$t_{(1-3)}$
n	lim	$M_2 \pm m_2$		n	lim	$M_3 \pm m_3$	
10	48.0—57.5	53.2 ±0.91	3.0	—	—	—	—
10	62.0—65.0	63.9 ±0.37	2.2	—	—	—	—
10	92.0—105.0	100.2 ±1.47	3.0	—	—	—	—
10	78.5—86.8	83.3 ±0.81	3.2	6	74.0—85.0	81.1 ±1.64	1.84
10	90.0—100.0	94.7 ±0.96	3.6	6	76.0—81.0	78.0 —	—
1	—	349.0 —	—	—	—	—	—
1	—	95.5 —	—	—	—	—	—
1	—	84.5 —	—	—	—	—	—
10	228.0—245.0	236.2 ±1.64	7.2	13	205.0—222.0	214.0 —	—
10	55.0—61.0	58.0 ±0.80	5.0	13	43.5—54.5	49.5 —	—
10	52.0—57.0	55.4 ±0.45	3.8	13	46.0—52.5	48.6 —	—
2	365.0—382.0	373.5 —	—	—	—	—	—
4	93.0—100.5	97.6 ±1.72	3.8	—	—	—	—
2	367.0—367.5	367.2 —	—	2	323.0—330.0	326.5 —	—
2	100.0—111.0	105.5 —	—	—	—	—	—
5	74.0—85.0	80.2 ±1.93	3.2	6	68.0—75.0	71.6	
10	63.0—67.5	66.0 ±0.44	7.2	4	53.7—65.0	59.2 ±2.46	0.45
9	57.0—63.0	60.9 ±0.69	5.9	4	48.7—56.0	52.8 ±1.67	0.04
10	114.0—126.0	119.5 ±1.31	—	2	105.0—108.0	106.5 —	—
10	278.0—289.0	284.3 ±1.04	7.4	17	243.0—261.0	254.2 —	—
10	54.5—59.0	56.8 ±0.48	4.2	17	48.0—53.2	50.9 —	—
10	55.0—58.5	56.8 ±0.36	4.0	17	48.0—53.0	50.8 —	—
10	79.0—90.0	83.5 ±1.08	5.3	4	68.0—72.0	69.5 ±0.96	4.10
10	57.0—70.0	63.0 ±1.12	5.1	4	54.0—60.0	57.0 ±1.30	0.60
10	46.0—52.0	49.8 ±0.65	4.0	4	46.2—49.0	48.0 —	—
10	38.0—44.0	41.7 ±0.52	3.3	—	—	—	—
10	55.0—62.0	58.9 ±0.74	3.0	—	—	—	—
10	51.0—60.5	54.9 ±0.93	3.3	—	—	—	—
10	53.0—63.0	59.0 ±1.01	2.8	1	—	53.8 —	—
10	50.0—58.0	53.7 ±0.90	1.9	1	—	48.0 —	—
10	27.0—33.0	30.8 ±0.52	2.9	1	—	26.2 —	—

рами, что можно проследить на всех костях конечностей. Разница по всем промерам статистически достоверна и превышает коэффициент 2.56. Исключение составляет только ширина суставной поверхности третьей фаланги, где t_{1-2} — 1.9, хотя сопряженная с ней ширина нижнего эпифиза второй фаланги достаточно хорошо отличается (t_{1-2} — 3.3).

Донские лошади были более высокого роста. Высота их в холке составляла 140—152 см (табл. 35). Средняя высота колебалась в пределах 145—148 см.

Помимо различий в высоте тела и величине костей скелета, подтвержденных статистически, в ряде случаев наблюдалось незахождение пределов колебания признака. Однако такое явление могло быть вызвано сравнительно малой величиной выборки. Поэтому, дополнительно учитывалась степень трансгрессии признака (в %). По максимальной длине астрагала трансгрессия была велика и наблюдалась у 40% особей сравниваемых популяций. Напротив, трансгрессия максимальной длины пяст-

ной кости (metacarpale) составила 18%, а максимальной длины плюсневой кости (metatarsale) — 12%. Две последние цифры показывают, что сравниваемые группы лошадей по этим признакам различались очень сильно, на уровне, превышающем подвидовой, для которого считается допустимой трансгрессия признака у 25% особей сравниваемых популяций.

Таблица 33

Высота в холке позднеплейстоценовой лошади Северного Урала (*Equus caballus* subsp. foss.)

Кость		Высота (в см)
По пястной кости .	6	132—138
По берцовой » .	2	126—134
По плюсневой » . .	5	130—140

Донская позднеплейстоценовая лошадь, остатки которой были обнаружены в Костенках, отнесена В. И. Громовой (1949) к подвиду *Equus caballus latipes*, отличающемуся коренными зубами со среднескладчатой эмалью и длинным протоконом. Дистальные кости их конечностей очень массивны. Копыта очень широки.

На основании всего вышеизложенного североуральская лошадь должна быть отнесена к другому подвиду. Анализ промеров костей скелета позволяет сближать ее с лошадью Восточной Сибири (табл. 32). У этих двух популяций можно было сравнивать главным образом пределы колебаний величин и их средние. Они оказались очень близкими. Чаще всего размеры восточносибирской лошади укладывались в пределы североуральской. В четырех случаях из пяти, когда удалось сосчитать коэффициенты достоверности различий, различия в размерах плечевой и таранной оказались недостоверны. Достоверными были только различия в длине первой фаланги ($t=4.10$). У североуральских лошадей первые фаланги были длиннее, чем у восточносибирских. Удлинение фаланг плейстоценовых европейских лошадей могло служить приспособлением к снеговому покрову Русской равнины, более глубокому, чем в Восточной Сибири, что наблюдается и в настоящее время.

Таблица 34

Размеры протокона зубов лошадей Северного Урала (*Equus caballus* subsp. foss.)

Местонахождение	Зуб	Длина протокона (в мм)	Длина зуба (в мм)	Относительная длина протокона (в %)
Медвежья пещера	M^{1-2} правый	13.6	26.0	52.3
Грот Б. Дроватница	M^{1-2} правый	14.7	24.3	60.5
Медвежья пещера	Pm^{3-4} правый	15.5	29.0	53.4

Таблица 35

Высота в холке позднеплейстоценовой лошади Среднего Дона (Костенки XII, слой I)

По кости	n	Высота (в см)
По лучевой кости .	1	144
По пястной » . .	10	140—148
По берцовой » .	2	146
По плюсневой »	10	145—152

В. И. Громова (1949) описала позднеплейстоценовых лошадей Северной Азии как *Equus caballus* var. № 26, для которых характерны коренные зубы с эмалью средней складчатости, с наиболее длинным протоконом. Метаподии и копыта промежуточны между средними и широкими. Такая же характеристика дана лошадям, остатки которых обнаружены

в пещерах Среднего Приуралья (*Equus caballus* var. № 28, Громова, 1949). В. И. Громова допускает, что они могли составлять одну вариацию с позднеплейстоценовыми лошадьми Средней Азии.

Итак, измерения показывают, что на огромной территории Северной Европы и Азии в позднем плейстоцене обитали очень близкие по размерам и пропорциям костей популяции лошадей. Поэтому они могут быть объединены в один подвид. Э. А. Вангенгейм (1961) выделила позднеплейстоценовых лошадей Восточной Сибири в подвид *E. caballus* subsp. B. Вероятно, временно, до новой ревизии вида, в этот же подвид можно включать и уральских позднеплейстоценовых лошадей.

В дальнейшем из этого подвида, распространенного весьма широко в позднем плейстоцене, произошли, по-видимому, лошади, приспособившиеся к жизни в условиях таежных лесов. Это были, например, якутская лошадь в Сибири и неолитическая лошадь севера Русской равнины из Приладожья и Прибалтики, из которых последняя уничтожена к настоящему времени. Н. К. Верещагин (1959а, стр. 331) считает, что «причина такой смены биотопов заключается в развитии лесных формаций на месте прежней лесостепи и в преследовании лошади человеком».

Шерстистый носорог — *Coelodonta antiquitatis* Blum.

Материал. Плейстоценовый — 2 обломка верхней челюсти, 2 обломка нижней челюсти (один из которых находится в краеведческом музее Сыктывкара), 33 изолированных зуба, 93 кости посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Первокаменная, Уньинская, Аньюская, Ажурная пещеры, гроты Фигурный и Б. Дроватница, стоянка Бызовая.

Ископаемые остатки шерстистого носорога широко известны из плейстоценовых отложений Европы и Азии. Очень часто они попадаются в захоронениях вместе с костями мамонта, но в меньшем количестве. На Северном Урале в позднеплейстоценовое время шерстистый носорог был обычным животным, так как его кости обнаружены на большой территории в целом ряде пещер, гротов и стоянок, причем грот Б. Дроватница на Подчереме и стоянка Бызовая на Средней Печоре — наиболее северные в Восточной Европе местонахождения костей этого вида.

Таблица 36

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) Северного Урала

Кость	Промеры	Верхняя Печора, Медвежья пещера	Средняя Печора, Бызовая	Илыч, Фигурная	Илыч, Ажурная
Лучевая — radius.	Макс. длина кости .	315.0	—	—	—
	Ширина верхнего эпифиза	98.4; 117.5	115.0	102.0	—
	Ширина нижнего эпифиза	100.0	—	—	—
Вторая пястная — metacarpale II.	Макс. длина кости .	—	—	148.0	—
	Ширина верхнего эпифиза	—	—	54.0	—
	Ширина нижнего эпифиза	—	—	40.0	
Третья пястная — metacarpale III.	Макс. длина кости .	171.0	—	—	169.0
	Ширина верхнего эпифиза	63.3	—	—	65.2
	Ширина нижнего эпифиза	49.4	—	—	51.0
Таранная — astragalus.	Макс. длина кости	86.4; 74.0; 72.5	—	—	—
	Ширина нижнего эпифиза	81.2; 69.0; 74.2	—	—	—
Третья плюсневая — metatarsale III.	Макс. длина кости .	151.0	—	—	—
	Ширина верхнего эпифиза.	55.0	—	—	—
	Ширина нижнего эпифиза	48.3	—	—	—

В верхних слоях, датируемых поздним голоценом, остатков носорога не обнаружено. По-видимому, климат и растительность голоценового периода не соответствовали адаптациям этого вида, что и привело его к вымиранию. Однако И. Г. Пидопличко (1951) привел ряд косвенных доказательств, свидетельствующих о том, что шерстистый носорог мог сохраниться на Южном Урале вплоть до X в. н. э.

Основное количество костей, найденных на Северном Урале, принадлежало взрослым животным (табл. 36; IX, *1—5*). В серопалевом и буром суглинках Медвежьей пещеры найдены обломки плечевой и тазовой костей совсем молодого носорога. Там же, в слое бурого суглинка, обнаружены фрагмент лучевой и тазовой костей полувзрослого животного.

Северный олень — *Rangifer tarandus* L.

Материал. I. Плейстоценовый — 37 обломков черепа, 118 обломков нижних челюстей, 1004 изолированных зуба, 2597 обломков рога, 4525 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Уньинская, Аньюская, Ажурная пещеры, гроты Фигурный и Б. Дроватница, стоянка Бызовая.

II. Голоценовый — 138 обломков черепа, 27 обломков нижней челюсти, 242 изолированных зуба, 65 обломков рогов, 101 кость посткраниального скелета. Местонахождения: Канинская и Уньинская пещеры.

Наиболее ранние находки костей северного оленя известны из плиоцена Южной Америки. В раннем плейстоцене его остатки обнаружены уже в Германии, а в среднем и в особенности позднем плейстоцене это была уже, по-видимому, циркумбореальная форма.

Позднеплейстоценовые костные остатки северного оленя на Северном Урале очень многочисленны. Они составили почти 36% от всех ископаемых костей из Медвежьей пещеры. В голоценовых слоях обилие костных остатков северного оленя составило только 11%, что свидетельствует о снижении численности этого вида на Северном Урале.

В настоящее время в междуречье Илыча и Печоры обитает популяция лесного северного оленя, насчитывающая максимально 600 голов. В горные тундры Северного Урала до последних лет приходили зимовать дикие северные олени из тундр Западно-Сибирской низменности, количество которых в 60-е годы исчисляется несколькими десятками (Сокольский, 1961). Наблюдаемое уменьшение плотности североуральской популяции оленя происходило одновременно с сокращением его ареала даже в историческую эпоху. При этом южная граница распространения отодвигалась к северу и северо-востоку как на Русской равнине, так и по Уральским горам (Кириков, 1952, 1966 и др.).

Вымерший северный олень вследствие его стадности и многочисленности безусловно был временами относительно легкой добычей и служил основным продуктом питания палеолитическим охотникам Северного Урала. Возраст отдельных особей плейстоценовых северных оленей был определен по состоянию зубной системы (Соколов, 1937) и последовательности срастания эпифизов с диафизами костей конечностей (Егоров, 1965). Основное количество обломков костей ископаемого оленя должно быть отнесено к животным старше трех, четырех и пяти лет. Шестилетних животных, имеющих приросший верхний эпифиз плеча, встречалось меньше. Семилетних животных с приросшими эпифизами подвздошных и седалищных костей найти не удалось. Дальнейшее увеличение возраста зверя по костям скелета установить нельзя.

Изменения зубной системы в онтогенезе позволяют установить возраст животных только до пяти лет (Соколов, 1937). В более позднем возрасте идет стирание всех зубов верхней и нижней челюсти, и поэтому можно только констатировать, что зверь старше пяти-шести лет.

Основное количество изолированных зубов и обломков челюсти вымершего северного оленя Северного Урала состояло из коренных и постоянных предкоренных, находившихся на различной стадии стирания. Значит, они принадлежали животным трех-пяти и старше лет. Одновременно в сборах присутствовали молочные предкоренные и резцы, которые могли принадлежать животным от трех месяцев до полутора лет.

На основании этого можно считать, что первобытные охотники, населявшие Северный Урал в позднем плейстоцене, использовали в пищу преимущественно мясо взрослых оленей в возрасте 3—6 лет, не пренебрегая телятами и полувзрослыми животными.

Современный северный олень — полиморфный вид. Только на территории Советского Союза выделено четыре подвида, отличающихся некото-

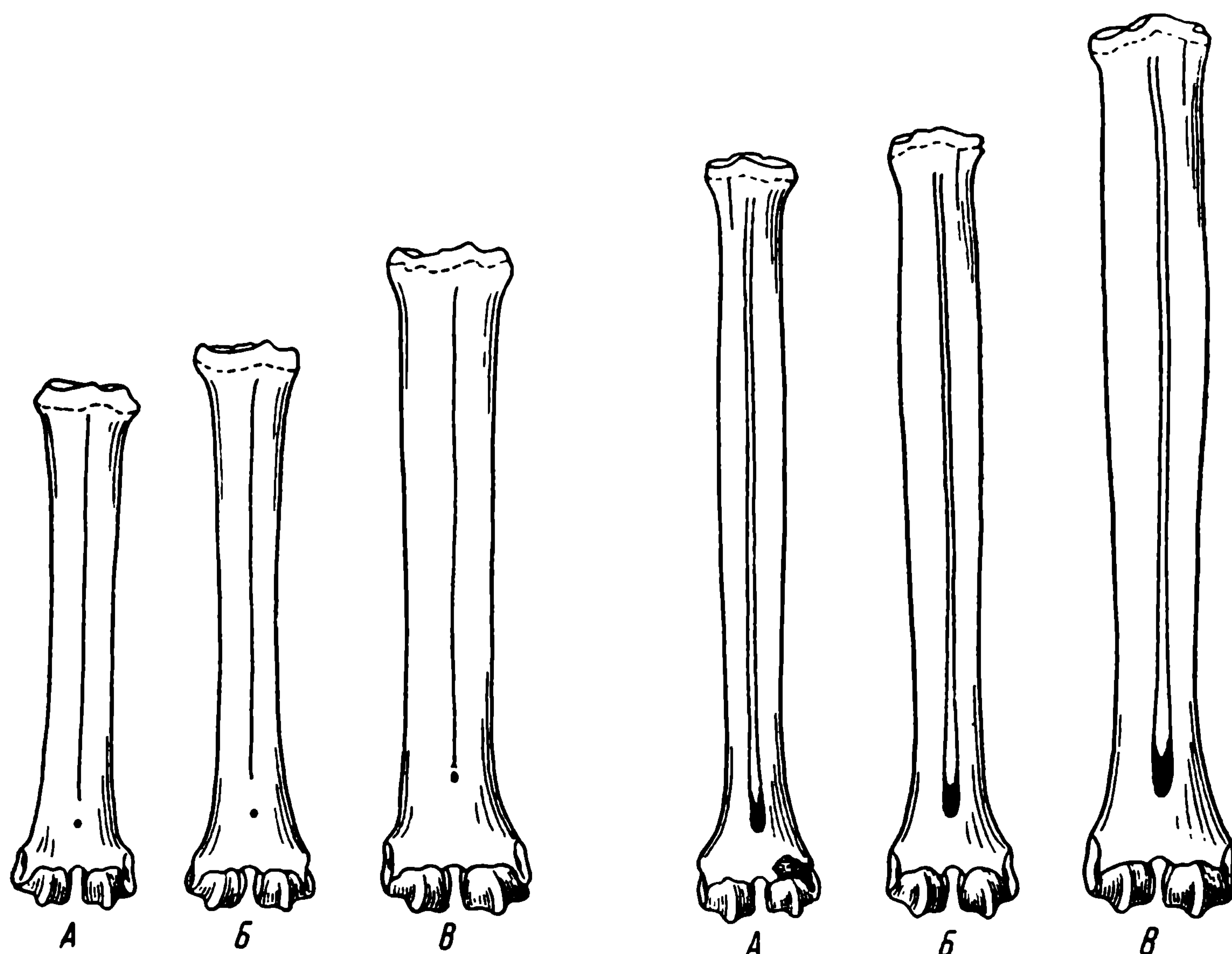


Рис. 11. Пястные (*слева*) и плюсневые (*справа*) кости различных групп северных оленей — *Rangifer tarandus* L.

А — поздний плейстоцен, Северный Урал; Б — современный тундровый олень — *R. t. tarandus* L.; В — современный лесной олень — *R. t. fennicus* Lön.

рыми чертами в строении черепа, в частности носовых и лобных костей, окраской меха и распространением (Соколов, 1959): *R. t. tarandus* L. (1758) — тундровый олень Европы и Азии; *R. t. pearsoni* Lydekker (1903) — новоземельский олень; *R. t. fennicus* Lönnberg (1908) — лесной северный олень; *R. t. phylarchus* Hollister (1912) — охотский северный олень. Наиболее заметные морфологические различия наблюдаются между тундровым и лесным оленями. Новоземельский олень приближается к тундровому, а охотский — к лесному.

Попытаемся установить, с каким из перечисленных подвидов можно сближать североуральского позднеплейстоценового оленя. Кости конечностей и фрагменты черепа этого северного оленя были сопоставлены с четырьмя скелетами и 14 черепами современных взрослых диких северных оленей (*Rangifer tarandus tarandus* L.) из тундр Кольского полуострова, полуострова Ямал и Северного Таймыра и двумя скелетами (самца и самки) диких лесных северных оленей (*R. t. fennicus* Lönnberg) из Калевальского района Карело-Финской АССР (табл. 37; IV, *1—7*). Сравнение этих цифр позволило заключить, что в позднем плейстоцене на Северном Урале и Печорской низменности существовала форма север-

Таблица 37

Абсолютные размеры (в мм) нижней челюсти и костей конечностей плейстоценового и современного северного оленя (*Rangifer tarandus* L.)

Кость	Промеры	Плейстоценовый северный олень			Современный тундровый — *R. t. tarandus* L.			Современный лесной — *R. t. fennicus* Lön.		
		n	lim	M ± m	n	lim	M ± m	n	lim	M
Нижняя челюсть — mandibula.	Длина зубного ряда	4	97.5—105.0	101.2 ±1.84	14	91.0—103.0	96.2 ±1.12	2	—	—
Плечевая — humerus.	Макс. длина от головки	2	—	223.0 —	4	214.0—234.2	227.8 ±4.68	2	246.5—277.4	262.0
	Ширина нижнего эпифиза	27	41.0—51.2	45.1 ±0.61	4	45.8—50.0	48.0 ±1.16	2	46.5—56.0	51.2
Лучевая — radius.	Макс. длина кости	2	236.5—263.5	250.0 —	4	257.0—279.0	269.3 ±4.67	2	294.0—326.0	310.0
	Ширина верхнего эпифиза	14	44.0—48.7	45.6 ±0.46	4	45.6—50.5	47.6 ±1.10	2	46.4—55.2	50.8
	Ширина нижнего эпифиза	14	39.0—47.0	42.0 ±0.59	4	41.2—48.2	44.9 ±1.68	2	45.0—52.5	48.8
Пястная — metacarpale.	Макс. длина кости	14	180.5—203.8	190.6 ±2.21	4	195.0—218.0	203.2 ±5.06	2	221.0—237.6	229.3
	Ширина верхнего эпифиза	17	31.4—37.2	34.3 ±0.43	4	35.0—39.0	36.5 ±0.88	1	—	43.9
	Ширина нижнего эпифиза	14	37.5—44.0	41.6 ±0.63	4	41.0—48.0	44.0 ±1.58	1	—	50.0
Бедренная — femur.	Макс. длина от головки	1	—	261.0 —	4	260.0—293.5	280.6 ±7.09	2	307.0—342.5	324.7
Большая берцовая — tibia.	» » кости	4	285.0—328.2	300.6 ±11.34	4	306.0—349.0	328.1 ±8.96	2	368.5—397.0	382.8
	Ширина верхнего эпифиза	6	53.3—68.0	61.2 ±3.16	4	62.8—68.5	65.1 ±1.23	2	67.0—77.0	72.0
	Ширина нижнего эпифиза	30	36.3—47.0	40.2 ±0.43	4	38.0—45.0	41.5 ±1.44	2	42.0—49.0	45.5
Плюсневая — metatarsale.	Макс. длина кости	5	254.8—272.6	265.3 ±3.08	4	260.0—293.0	279.6 ±7.03	2	298.5—316.8	307.6
	Ширина верхнего эпифиза .	12	25.7—34.2	30.8 ±0.64	3	29.4—34.5	31.5 ±1.55	2	32.0—38.8	35.4
	Ширина нижнего эпифиза	3	40.5—45.4	42.6 ±1.69	3	40.5—48.0	44.0 ±2.25	2	45.7—49.8	47.7
Таранная — astragalus.	Макс. латеральная длина .	103	40.8—52.8	45.6 ±0.20	4	43.8—51.1	47.0 ±1.52	2	49.3—54.5	51.9
	Ширина дистального конца	103	24.8—33.0	28.4 ±0.15	4	27.6—32.0	29.4 ±0.94	2	30.0—35.2	32.6
Пяточная — calcaneus.	Макс. длина кости	35	82.5—106.5	95.9 ±0.90	4	91.0—103.7	99.1 ±2.78	2	104.3—114.5	109.4

ного оленя, более близкая к современному тундровому оленю, чем к лесному (рис. 11). Плейстоценовый северный олень отличался от современного тундрового более длинным нижним зубным рядом, а значит, и более длинным черепом и менее длинными конечностями. Удлинение конечностей современных рас северного оленя происходило за счет увеличения длины всех ее отделов (рис. 12). Максимальная длина конечностей, наблюдаемая у современного лесного северного оленя, неоднократно отмечалась

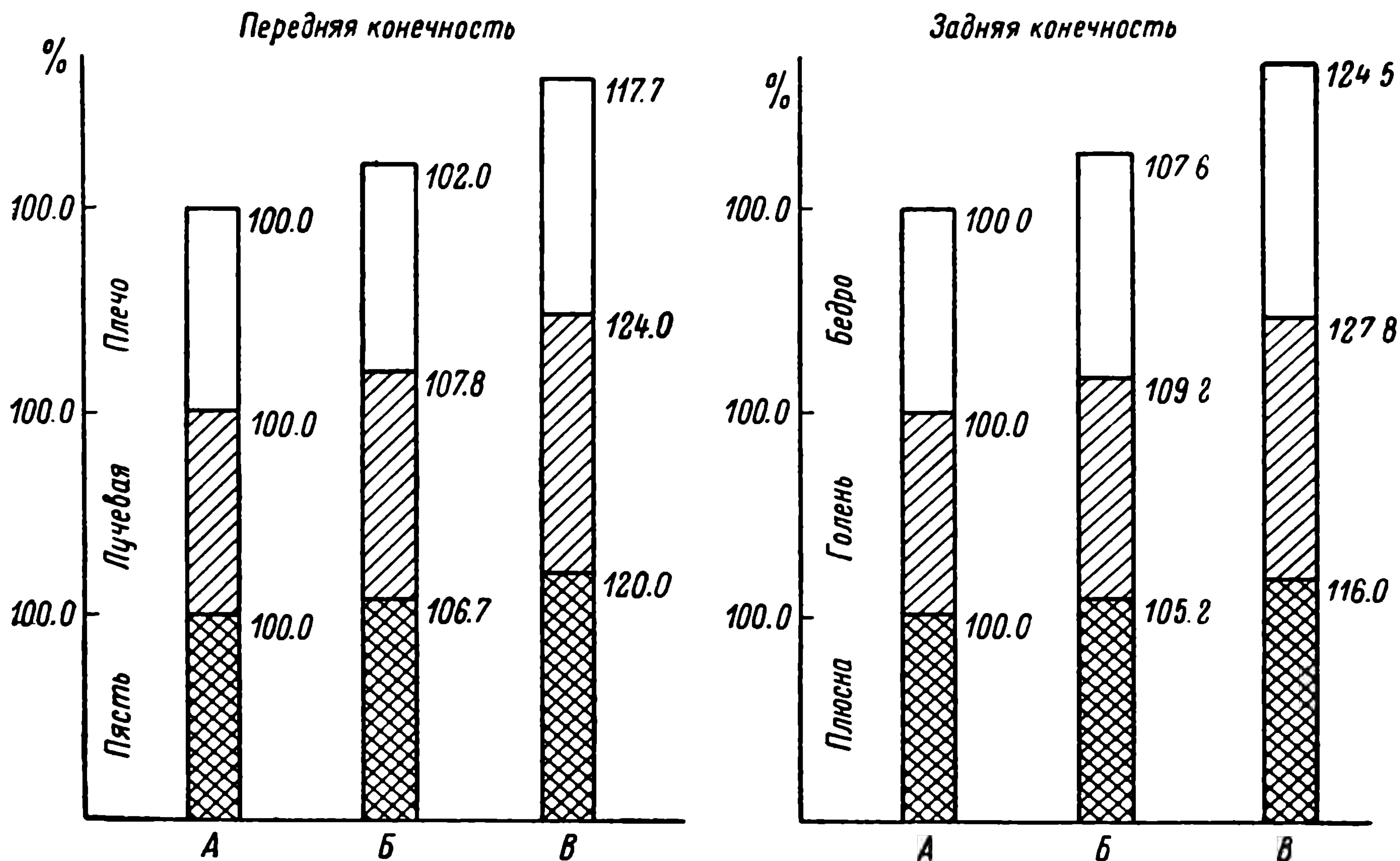


Рис. 12. Относительная длина конечностей различных групп северных оленей. (Обозн. на рис. 11).

зоологами и объяснялась как приспособление к жизни в условиях глубокого и рыхлого снегового покрова, свойственного лесным биотопам (Формозов, 1946; Гептнер и др., 1961, и др.).

Кроме того, вымерший северный олень отличался от современного более широкими суставами. Относительная ширина основных суставов передней и задней конечностей была максимальной у плейстоценовых оленей. Эта величина постепенно убывала у современного тундрового, а затем лесного оленя (табл. 38; рис. 13).

Таблица 38

Относительная ширина суставов северного оленя (*Rangifer tarandus* L.)

Сустав	Кость, по которой определена относительная ширина сустава (в %) к максимальной длине кости	*R. t. tarandus* L., поздний плейстоцен		*R. t. tarandus* L., современность		*R. t. fennicus* Lön., современность	
		n	относительная ширина сустава	n	относительная ширина сустава	n	относительная ширина сустава
Локтевой — articulatio cubitalis.	Верхний эпифиз лучевой кости .	2	18.5	4	17.7	2	16.4
Запястный — articulatio carpi.	Нижний эпифиз лучевой кости . .	2	17.2	4	16.7	2	15.7
Коленный — articulatio genus.	Верхний эпифиз большой берцовой .	4	20.8	4	19.8	2	18.8
Скакательный — articulatio tarsi.	Нижний эпифиз большой берцовой	4	13.9	4	12.6	2	11.9

Плейстоценовые олени обладали также довольно слабыми рогами, сходными с рогами современных самок или молодых самцов. Рога используются иногда северными оленями для защиты копанки в снегу при добывании корма. Возможно, если в позднем плейстоцене в зимние периоды существовал более низкий, чем в современной тундре, снеговой покров, то на раскапывание ягеля приходилось тратить меньше усилий и надобность в защите копанки была соответственно меньше.

Современный тундровый олень кажется крупноголовым и низконогим животным по сравнению с лесным оленем. Плейстоценовый северный олень Печорской низменности и Северного Урала был еще более тяжелого телосложения, приземистый, коренастый, с массивной головой и довольно слабыми рогами.

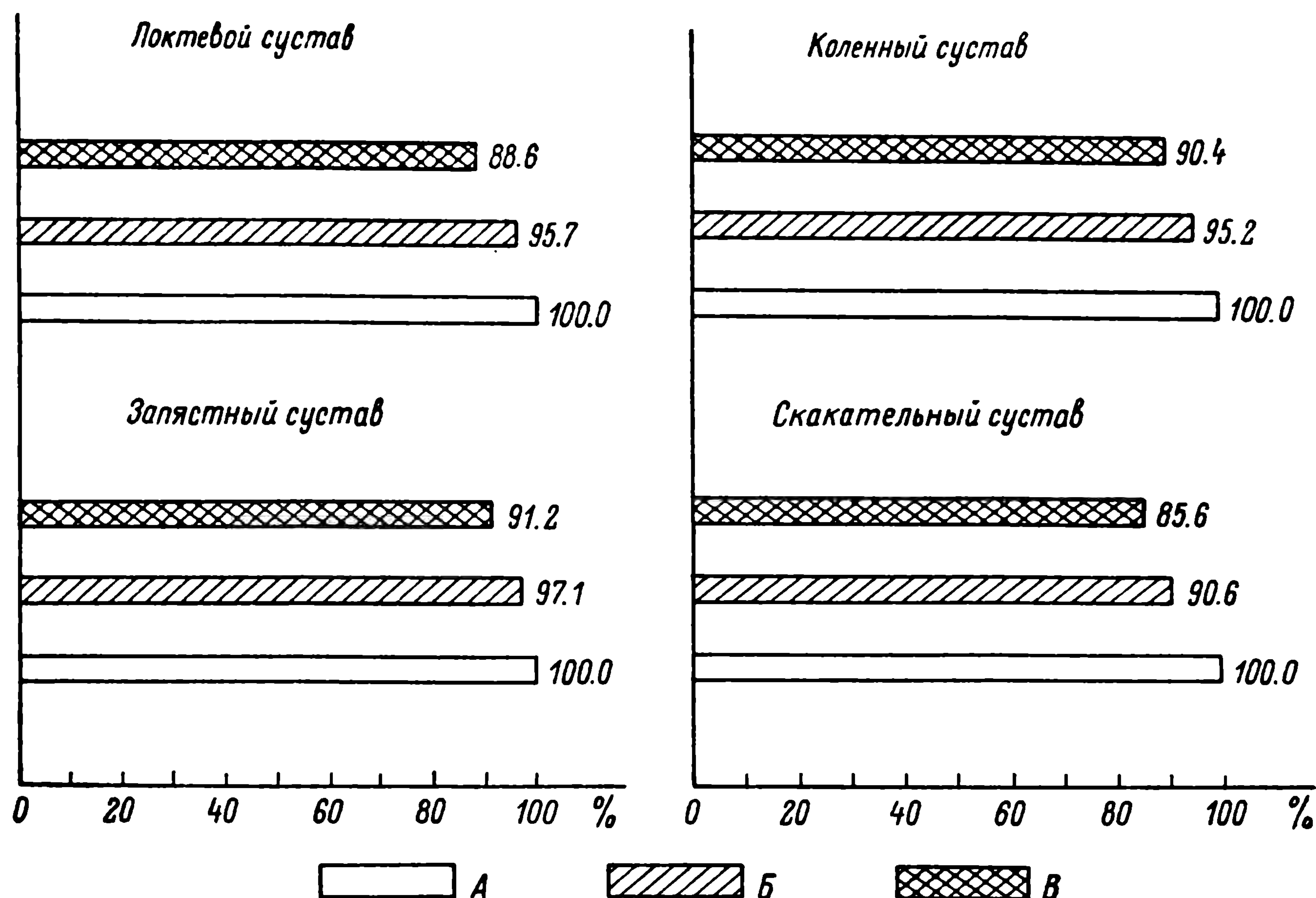


Рис. 13. Относительная ширина суставов различных групп северных оленей. (Обозн. на рис. 11).

Выявленные изменения в строении конечностей северного оленя еще раз подчеркивают, что за период от позднего плейстоцена до современности на Северном Урале и в Печорской низменности произошли такие изменения климата и ландшафта, которые повлекли за собой изменения длины конечностей животных, что в первую очередь может быть объяснено увеличением высоты снегового покрова.

Плейстоценовый северный олень морфологически близок к современному тундровому и новоземельскому оленям. Размеры длины нижнего зубного ряда, максимальной ширины нижнего эпифиза плеча, максимальной длины пястной кости и ширины ее верхнего эпифиза вымерших оленей дают статистически достоверные отличия от аналогичных промеров костей современного тундрового оленя. Коэффициент достоверности различий (t) соответственно перечисленным промерам равен: 2.34; 2.17; 2.39; 2.31. Эти цифры показывают, что вероятность ошибки в отличиях составляет менее 5%. Проверить достоверность различий в остальных промерах затруднительно в связи с очень малым количеством целых костей, но еще целый ряд показателей дает отличия, приближающиеся к достоверным.

Аналогичного сравнения промеров скелета между плейстоценовым уральским и новоземельским оленями провести не удалось. Эти две формы можно было сравнить только по длине нижнего зубного ряда. Серия черепов с Новой Земли, отобранная для промеров, состояла из 4 ♀♀, 3 ♂♂ и 4 особей неизвестного пола. Длина нижнего зубного ряда колебалась от 92.0 до 104.0 мм, средняя равнялась 98.32±1.07 мм. Различия в длине зубного ряда уральского и новоземельского оленей составили t=1.35, т. е. они оказались недостаточно достоверными. По имеющемуся количеству промеров для пятипроцентного уровня значимости различия должны были бы составить по крайней мере 2.16. С другой стороны, аналогичное сравнение промера нижнего зубного ряда современных новоземельского и тундрового подвидов северного оленя также не дает статистически достоверных отличий. Коэффициент достоверности t в этом случае равен 1.40, а должен быть теоретически не менее 2.07.

Таким образом, три группы северных оленей — плейстоценовый североуральский, современный новоземельский и современный тундровый — составили цепь, в которой между «соседними» популяциями отличия недостаточно достоверны, а между крайними — достоверны.

По сравнению со шпицбергенским (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) и восточногренландским (*R. t. eograenlandicus*) северными оленями, выделенными в самостоятельные подвиды, плейстоценовый олень Северного Урала оказался более крупным. Длина пястной кости — metacarpus — у *R. t. platyrhynchus* равнялась 152 мм, длина плюсневой кости — metatarsus — 197 и 213 мм (Wolleback, 1926; Lønø, 1959; цитировано по: Banfield, 1961). Величина этих же костей у *R. t. eograenlandicus* была довольно сходной. Длина metacarpus самок и самцов 158—174 мм (n=4), длина metatarsus 192—246 мм (n=6) (Degerbøl, 1957). У вымершего оленя Северного Урала длина metacarpus составляла 180.5—203.8 мм, длина metatarsus 254.8—272.6 мм (табл. 37). Малые размеры шпицбергенского и восточногренландского оленей вызваны, по-видимому, их длительной островной изоляцией, позволившей систематикам считать их двумя обособленными подвидами.

Морфологические изменения оленя Северного Урала с позднего плейстоцена до современности были весьма значительны как в строении черепа, так и в строении конечностей. Однако они недостаточно велики, чтобы выделять его в обособленный подвид. В какой-то степени эти данные противоречат высказыванию Банфилда (Banfield, 1961), который считал, что северный олень эпохи палеолита не отличался от современного вида северного оленя *Rangifer tarandus* L.

Сайга — *Saiga tatarica* L.

Материал. Плейстоценовый — 2 обломка черепа, 1 изолированный зуб, 38 костей посткраниального скелета. Местонахождение: Медвежья пещера.

В четвертичном периоде сайга была широко распространена в Евразии. Ее ископаемые остатки обнаружены в ряде мест от Британских островов на западе до Аляски на востоке. В Восточной Европе они встречались от Крыма и Восточного Закавказья на юге до Южного Урала на севере. Обнаружение ископаемых остатков сайги в Медвежьей пещере на Северном Урале отодвигает северную границу ее ареала в Восточной Европе за 62° с. ш. (Кузьмина, 1965). В настоящее время сайга распространена в степях по правому берегу Волги, в междуречье нижнего течения рек Волги и Урала и в степных и полупустынных районах Казахстана и Монголии, где северная граница ареала не заходит дальше 52° с. ш. (Слудский, 1955; Банников и др., 1961; Гептнер и др., 1961).

От среднего плейстоцена до голоцена морфологические изменения в строении черепа и рогов сайги сводились к удлинению роговых стержней, расширению черепа в орбитах, относительному укорочению зароговой области черепа. Позднее произошло уменьшение длины стержней. В величине и пропорциях трубчатых костей конечностей, в длине зубного ряда и конструкции самих зубов особых отличий плейстоценовых сайгаков от современных отмечено не было (Верещагин, 1959а).

Географическая изменчивость как плейстоценовых, так и современных популяций выражена слабо. Среди вымерших выделена якутская форма — *S. borealis* Tscher., отличавшаяся более прямыми, длинными и сплющенными с боков стержнями рогов. Современные сайгаки делятся на два подвида: *S. t. tatarica* L., более крупная, обитающая в бо́льшей части ареала, и *S. t. mongolica* Bann., более мелкая, из северо-западной Монголии.

Костные остатки сайги, найденные в Медвежьей пещере, немногочисленны, что, по-видимому, отражает невысокую численность данного вида на Северном Урале в позднем плейстоцене (табл. IV, *8—13*). От черепа сайги сохранились два обломка правой и левой верхних челюстей. Правая верхняя челюсть имеет второй предкоренной — Pm^2 и последний коренной — M^3. Верхний край челюсти ясно очерчивает огромное носовое отверстие, свойственное только сайге, в отличие от всех ныне живущих копытных. Левый обломок верхней челюсти, собранный после реставрации из двух фрагментов, имеет только M^3. Зубы, сохранившиеся на обеих челюстях, сильно стерты. Все упомянутые кости обнаружены в одном квадрате (13-М), на одной и той же глубине (4.4—4.6 м от репера) и, по-видимому, принадлежат одной особи. Остальные кости скелета были найдены в различных местах раскопа.

Сравнение промеров верхней челюсти, зубов и костей конечностей показало, что сайга, жившая в позднем плейстоцене на Северном Урале, была значительно крупнее современной (табл. 39). Она имела массивную голову и высокие конечности с широкими суставами, что было вызвано массивностью костяка и мускулатуры.

Таблица 39

Абсолютные размеры (в мм) верхней челюсти и костей конечностей плейстоценовой и современной сайги (*Saiga tatarica* L.)

Кость	Промеры	Северный Урал, Медвежья пещера, поздний плейстоцен	Западный Казахстан, современность, 4 черепа, 2 скелета
Череп — cranium.	Длина верхнего зубного ряда	74.0	63.0—70.0
	» Pm^2 по коронке	7.0	5.0— 7.0
	» M^3 »	23.0	19.0; 22.0
Плечевая — humerus.	Макс. длина от головки	154.0	132.0; 149.5
	Ширина нижнего эпифиза	32.3	29.2; 32.3
	Диаметр » »	31.0	26.0; 28.8
Пястная — metacarpale.	Ширина верхнего эпифиза	27.6	22.0; 24.8
	Диаметр » »	18.9	15.0; 18.0
Большая берцовая — tibia.	Ширина нижнего »	30.0	22.8; 24.0
	Диаметр » »	24.0	18.6; 21.0
Таранная — astragalus.	Макс. латеральная длина	31.5; 30.2	27.4; 29.8
	Ширина дистального конца	19.0; 17.5	16.0; 17.3

Морфофизиологические приспособления сайги к жизни в открытых ландшафтах типа степей и полупустынь, очевидно, очень древние. Они возникли по крайней мере в раннем плейстоцене. Современная сайга — стенотопный вид. Поэтому обнаружение ее остатков в четвертичных отложениях позволяет считать, что в районе находки должны были существовать открытые степные пространства с резко континентальным климатом и твердыми грунтами, с невысоким снеговым покровом зимой. Современные сайгаки испытывают затруднения в передвижении при глубине снега 20 см, а толщина снега более 30 см является для них критической (Гептнер и др., 1961).

Овцебык — *Ovibos moschatus* Zimm.

Материал. Плейстоценовый — 3 обломка черепа, два из которых находятся в Краеведческом музее в Сыктывкаре, 7 обломков нижних челюстей, 71 изолированный зуб, 150 костей посткраниального скелета. Местонахождения: Медвежья, Канинская и Уньинская пещеры, гроты Фигурный и Б. Дроватница.

На протяжении плейстоцена овцебыки были широко распространены в северной части Европы, Азии и Америки. В Восточной Европе самыми южными областями его распространения можно считать Воронежскую, Черниговскую и Житомирскую (Пидопличко, 1951). В конце плейстоцена началось сокращение ареала овцебыка, хотя на Таймырском полуострове и в других северных районах Восточной Сибири, по мнению Н. К. Верещагина (1959б), овцебык существовал еще в голоцене.

В. И. Смирнов (1937) приводит справки о нахождении ископаемых черепов и их фрагментов пяти особей овцебыка, хранящихся в краеведческих музеях Архангельска, Тотьмы и Великого Устюга и найденных в окрестностях названных городов.

Обнаружение остатков овцебыков по притокам Печоры на протяжении более 250 км с юга на север и сравнительная многочисленность фрагментов свидетельствует о том, что в позднем плейстоцене на Северном Урале овцебык был обычным животным (табл. X, *1—10*).

Измерение костей конечностей современных и вымерших овцебыков показало, что современные животные обладают несколько укороченными ногами, что произошло за счет небольшого уменьшения длины лучевой и пястной костей в передней конечности, а также бедренной и плюсневой костей в задней. Уменьшилась к настоящему времени длина первой и второй фаланг обеих конечностей (табл. 40). По-видимому, эти изменения вызваны общим измельчанием овцебыков, происходившим на протяжении голоцена (Верещагин, 1959б).

Современные овцебыки распространены на северном и северо-восточном побережье Гренландии и на островах Канадского архипелага, а также на побережье Северной Канады к северо-западу от Гудзонова залива. Для этих районов свойствен суровый климат, характеризующийся низкими зимними и летними температурами. Средняя температура июля 4—15°, средняя температура января —20—33°. Зимой количество осадков не превышает 30 мм, что свидетельствует об очень невысоком снеговом покрове (Успенский и Чернявский, 1965).

Для современных овцебыков характерна также значительная оседлость, связанная с исключительной способностью использовать бо́льшую часть подножного корма в пищу. По-видимому, эти же черты были свойственны и позднеплейстоценовым овцебыкам.

Значительная экологическая и морфологическая консервативность овцебыка привела к сокращению его ареала, снижению численности на протяжении голоцена и постепенному уменьшению размеров тела.

Таблица 40

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей плейстоценового и современного овцебыка (*Ovibos moschatus* Zimm.)

Кость	Промеры	Северный Урал, поздний плейстоцен			Северная Америка, современность, ЗИН, № 8690 ♀?	Ленинградский зоосад, современность, ЗИН, № 27296 ♂
		n	lim	M ± m		
Плечевая — humerus.	Ширина нижнего эпифиза	7	59.0—68.6	64.5 ±1.27	59.0	70.0
	Поперечник » »	6	58.5—67.2	63.2 ±1.37	56.0	67.8
Лучевая — radius.	Макс. длина кости . .	1	—	291.2 —	257.0	281.0
	Ширина верхнего эпифиза	5	60.5—75.0	68.3 ±3.13	60.2	70.0
	» нижнего »	1	—	44.6 —	60.0	—
Пястная — metacarpale.	Макс. длина кости .	5	151.0—165.2	157.4 ±2.53	148.5	153.0
	Ширина верхнего эпифиза	5	48.0—54.0	50.6 ±1.24	49.5	55.7
	» нижнего »	7	54.8—63.0	58.8 ±1.12	57.0	66.0
Бедренная — femur.	Макс. длина от головки	1	—	332.0 —	290.0	317.0
	Ширина нижнего эпифиза	3	74.3—80.7	77.0 ±1.89	70.0	79.6
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости .	1	—	300.0	283.0	304.0
	Ширина верхнего эпифиза	1	—	72.0	74.0	85.0
	» нижнего »	5	48.0—49.3	48.4 ±0.36	47.3	57.0
Таранная — astragalus.	Макс. латеральная длина	6	49.6—56.4	52.2 ±0.98	49.5	54.0
	Ширина дистального конца	6	34.0—40.2	36.1 ±0.66	35.0	38.8
Плюсневая — metatarsale.	Макс. длина кости .	2	172.0—189.0	180.5 —	156.0	164.0
	Ширина верхнего эпифиза	4	36.0—40.5	39.1 ±1.05	39.0	44.0
	» нижнего »	2	54.3—59.8	57.0 —	51.0	56.5
Первая фаланга — phalanx I.	Макс. сагиттальная длина	16	49.5—61.5	55.9 ±1.01	48.5*, 48.0	54.0, 52.5
Вторая фаланга — phalanx II.	» » »	15	33.0—42.0	35.8 ±0.55	31.0, 32.5	35.0, 38.6

Примечан Первая цифра* — длина фаланг передней конечности, вторая — задней.

Первобытный бизон[1] — *Bison priscus* Boj.

Материал. Плейстоценовый — 3 изолированных зуба и 52 кости посткраниального скелета, из которых лучевая, пяточная и первый позвонок хранятся в Краеведческом музее Сыктывкара. Местонахождения: Медвежья, Канинская, Ажурная пещеры и грот Фигурный.

Наиболее ранние находки ископаемых костей бизона сделаны в плиоценовых слоях южных областей Восточной Европы, в Азербайджане, Индии, Китае и Северной Америке. В плейстоцене он был уже широко распространен в Европе, Азии и Северной Америке.

Эволюция морфологических изменений вымерших бизонов прослежена на протяжении позднего плиоцена и плейстоцена (Верещагин, 1959а). Она заключалась в постепенном увеличении размеров черепа, зубов и костей конечностей раннеплейстоценовых (*Bison cf. schoetensacki*) и особенно среднеплейстоценовых (*B. priscus longicornis*) животных. Затем наступило измельчание, давшее позднеплейстоценовую форму (*B. p. deminutus*) и еще более мелкую — современного зубра (*B. bonasus*). В позднеплейстоценовых слоях кости бизона обнаружены и на Северном Урале (табл. 41; X, *11—17*).

Таблица 41

Абсолютные размеры (в мм) костей конечностей плейстоценового бизона (*Bison priscus* Boj.) Северного Урала

Кость	Промеры	Верхняя Печора, Медвежья пещера	Илыч, грот Фигурный
Лучевая — radius.	Макс. длина кости . . .	354.0	385.5
	Ширина верхнего эпифиза	106.8	117.5
	» нижнего »	95.5	104.5
Пястная — metacarpale.	Макс. длина кости . .	242.0	—
	Ширина верхнего эпифиза	82.0	—
	» нижнего »	80.0	—
Бедренная — femur.	» » »	—	140.0
Большая берцовая — tibia.	Макс. длина кости .	—	452.0
	Ширина нижнего эпифиза	75.0	86.6
Пяточная — calcaneus.	Макс. длина кости	191.0	182.5
	Ширина верхнего эпифиза	49.5	52.0
Таранная — astragalus.	Макс. латеральная длина . .	77.0	—
	» ширина дистального конца	48.0	—

В голоценовых слоях остатков бизонов не найдено, что свидетельствует о его вымирании к названному периоду. При определении фрагментов костей бизона использованы работы В. И. Бибиковой (1958) и ее любезная консультация. Костей тура в сборах на Северном Урале обнаружено не было.

Вымершие бизоны Северного Урала были довольно крупными животными. Подвидовое разделение *Bison priscus* разработано главным образом по черепам (Громова, 1935). Черепов на Печоре не было найдено. Э. А. Вангенгейм (1961) попыталась определить подвиды по метаподиям. Для длиннорогих — *B. p. longicornis* — характерны сравнительно длинные, широкие и плоские metacarpale. У короткорогих — *B. p. deminutus* — эти

[1] Автор обоснованно заменила укоренившееся в литературе имя «зубр», так как преобразование степных плейстоценовых бизонов Голарктики в лесных европейских зубров произошло лишь в голоцене. (Примечание составителя).

кости короче, у́же и более широки в поперечном сечении в середине диафиза.

Пястная кость бизона из Медвежьей пещеры по ширине эпифизов и диафиза очень близка к позднему, короткорогому бизону Восточной Сибири (табл. 42). Исключение составляет длина кости. Ее размеры

Таблица 42

Абсолютные размеры (в мм) и индексы пястных костей (metacarpale) различных групп бизонов (*Bison priscus* Boj.)

Промеры и индексы	Верхняя Печора, Медвежья пещера	Восточная Сибирь (Вангейгейм, 1961)					
		B. p. longicornis			*B. p. deminutus*		
		n	lim	M	n	lim	M
1. Макс. длина кости	242.0	3	220.0—232.0	228.0	4	215.0—227.0	223.0
2. Ширина верхнего эпифиза	82.0	5	86.0— 94.0	89.0	4	71.0— 85.0	78.6
3. Ширина нижнего эпифиза	80.0	3	88.0— 96.0	91.6	4	76.0— 86.5	81.3
4. Ширина диафиза в середине	45.0	5	52.2— 59.0	55.0	4	45.0— 51.0	47.4
5. Поперечник диафиза в середине	32.0	5	34.0— 36.0	35.0	4	31.0— 36.0	33.2
Индекс уплощенности диафиза (5 : 4), в %	71.1	5	57.6— 65.4	63.3	4	65.0— 75.0	69.0

у североуральских животных на 20—25 мм больше восточносибирских. Провести аналогичное сравнение по другим костям скелета нет возможности.

На основании этого позднеплейстоценовых бизонов Северного Урала можно отнести к подвиду *B. p. deminutus*. Отличия заключаются только в том, что европейские короткорогие бизоны были более длинноноги, чем восточносибирские представители того же подвида, что может быть связано с приспособлением к более глубокому снегу в Европе, чем в Азии. Следует также принять во внимание, что распространение современных зубров — прямых потомков первобытных бизонов — ограничено глубиной снега в 30 см (Формозов, 1946).

Результаты морфометрической обработки костных остатков различных представителей териофауны Северного Урала согласуются с общими выводами о направлении изменений млекопитающих Палеарктики на протяжении плейстоцена. Оно заключалось преимущественно «в появлении морфофункциональных приспособлений к похолоданию климата, изменившимся свойствам грунтов и к новой пище» (Верещагин, 1963а, стр. 1693).

Морфологические особенности североуральских млекопитающих прослежены за более короткий срок — поздний плейстоцен и голоцен. Поэтому более заметные различия в строении и пропорциях зубной системы и костей конечностей обнаружены у млекопитающих, существовавших на Северном Урале в течение всего исследуемого периода (волк, песец, бурый медведь, росомаха, заяц, копытный лемминг, северный олень) или постепенно выселившихся за его пределы (лошадь, сайга, овцебык, бизон). О морфологических изменениях видов, вымерших за исследуемый период (мамонта, носорога, пещерного льва, пещерного медведя), судить трудно. Костные остатки куницы, выдры, барсука и рыси, впервые появившиеся в голоценовых слоях, ничем не отличались от костей современных животных.

Одним из направлений морфологических изменений у исследованных видов можно считать уменьшение размеров тела голоценовых (в том числе и современных) животных по сравнению с позднеплейстоценовыми. У млекопитающих Северного Урала это явление обнаружено у бурого медведя, зайца, сайги, овцебыка и др. Измельчание голоценовых животных объясняется обычно потеплением климата (Верещагин, 1959а; Паавер, 1965).

Другим направлением приспособлений животных к условиям обитания в голоцене было изменение в строении зубной системы и костей конечностей. Установлено, что современные песцы и тундровые северные олени имеют более высокие конечности, чем их плейстоценовые предки. Относительное удлинение конечностей этих зверей можно расценивать как приспособление к более глубокому снеговому покрову голоцена и современности по сравнению с поздним плейстоценом.

Вымершие лошади Северного Урала по размерам костей и зубов и их пропорциям сходны с лошадьми Восточной Сибири и отнесены к одному и тому же подвиду. Позднеплейстоценовые бизоны Северного Урала идентичны поздним бизонам Восточной Сибири и принадлежат к тому же подвиду — *Bison priscus deminutus*. Оказалось, однако, что первые фаланги лошади и пястные кости бизона Северного Урала длиннее одноименных костей животных из Восточной Сибири. Удлинение конечностей бизона и лошади Русской равнины, возможно, связано с тем, что в позднем плейстоцене, так же как и в наши дни, снеговой покров в Восточной Европе был глубже, чем в Северной Азии.

Изменения в строении зубной системы следует рассматривать, по-видимому, как приспособление к новому составу пищи в голоцене. Эти изменения обнаружены у представителей различных отрядов млекопитающих (хищных, зайцеобразных и грызунов). Они заключались в следующем. В данной работе установлено, что тундряные волки (*Canis lupus albus*) имеют более крупные хищнические зубы, чем обыкновенные волки (*C. l. lupus*). Сравнение ископаемых фрагментов и костей современных животных позволяет предположить, что обособление этих подвидов произошло где-то на рубеже плейстоцена и голоцена. У копытного лемминга изменения в строении зубной системы заключались в удлинении передне-заднего диаметра M_1 на протяжении от позднего плейстоцена к современности (Громов, 1957а). У степных пищух наступило уменьшение длины нижнего зубного ряда. Размеры и пропорции нижней челюсти современных зайцев-беляков настолько отличались от позднеплейстоценовых, что позволили выделить последних в самостоятельный вид (Гуреев, 1964).

Образование новых видов млекопитающих на протяжении позднего антропогена — редкое явление. Среди крупных млекопитающих можно назвать еще только зубра (*Bison bonasus*), сформировавшегося, по-видимому, к началу голоцена. Эти два примера демонстрируют относительно быстрый темп эволюции. В отношении остальных видов — волка, песца, степной пищухи, копытного лемминга, лошади, северного оленя, сайги и овцебыка — все выявленные морфологические изменения не могут быть зафиксированы таксономически, так как они, по-видимому, меньше подвидовых. Это положение согласуется со сделанными ранее выводами (Верещагин, 1959а, 1963а; Паавер, 1965) о низких темпах морфологической эволюции большинства видов в конце плейстоцена и в голоцене.

Перечисленные выше особенности строения зубов и костей конечностей наступили у современных животных, по-видимому, в связи с изменениями климата и ландшафтов при переходе от плейстоцена к голоцену.

ПОЗДНЕАНТРОПОГЕНОВЫЙ ТЕРИОКОМПЛЕКС И ПУТИ ЕГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Позднеплейстоценовый териокомплекс

Позднеплейстоценовые млекопитающие Северного Урала составили типичный комплекс «мамонтовой фауны», куда, помимо мамонта, входило много других видов: волк, песец, пещерный медведь, пещерный лев, заяц, копытный лемминг, узкочерепная полевка, лошадь, шерстистый носорог, северный олень, сайга, овцебык, бизон и др. Всего в позднеплейстоценовых слоях уральских пещер обнаружены костные остатки 32 видов млекопитающих (табл. 11). Основное ядро этого териокомплекса состояло из видов, широко распространенных в Европе и Азии на протяжении плейстоцена, хотя в нем не оказалось пещерной гиены, встречающейся на Южном Урале в среднем плейстоцене. Эти звери заселили Северный Урал, вероятно, после его освобождения от льдов московского оледенения. Описываемая в данной работе позднеплейстоценовая фауна существовала на Северном Урале в период последнего (валдайского) оледенения. В это время горы Северного Урала, очевидно, не были покрыты льдом.

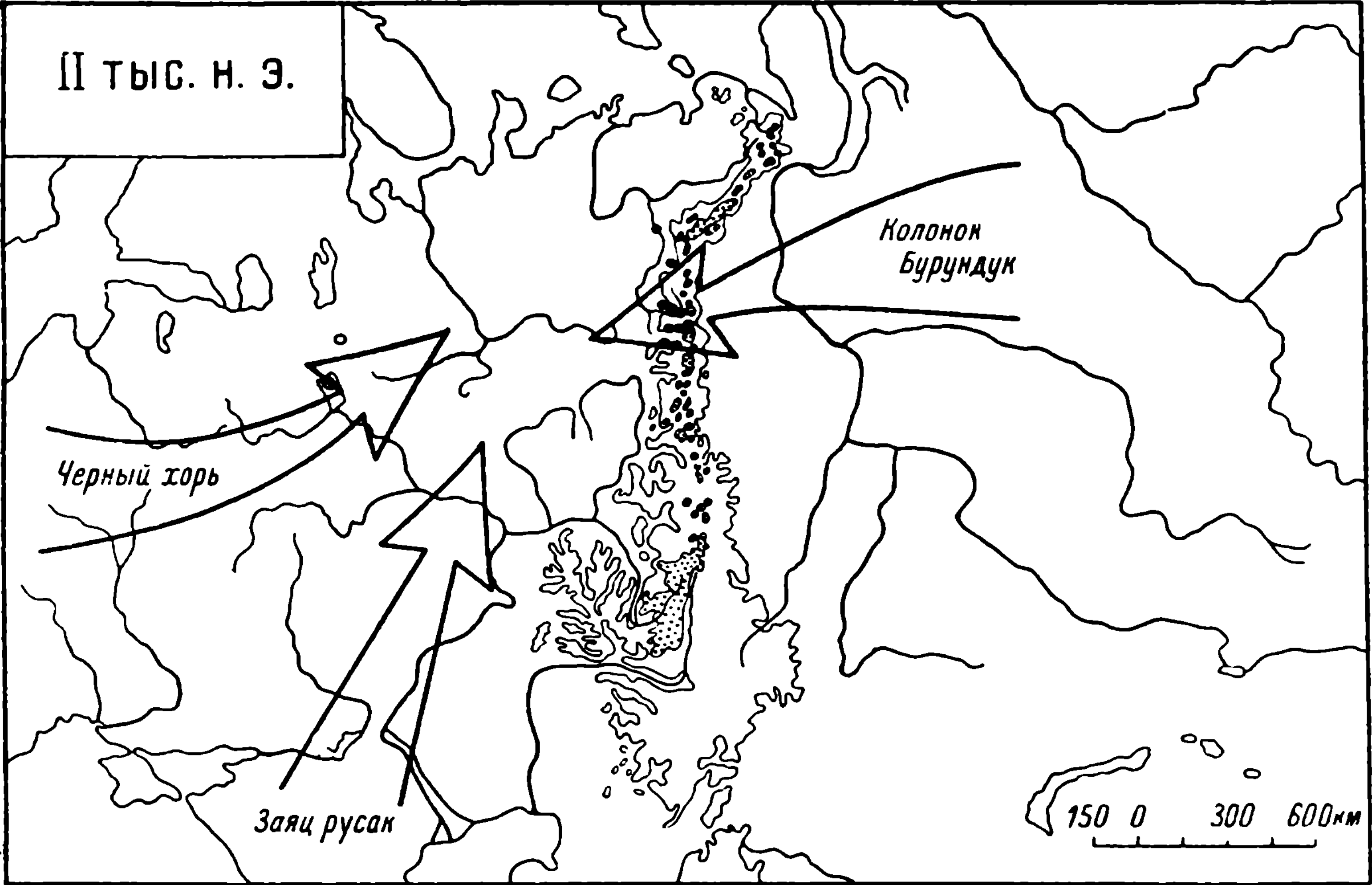
В начале позднего плейстоцена происходило, по-видимому, проникновение новых видов из соседних областей. Так, на западных склонах Северного Урала появились росомаха, бобр и лось, распространившиеся, вероятнее всего, с юго-запада Русской равнины; светлый хорь, степная пищуха и сайга проникли из донских и прикаспийских степей. Соболь, также уже встречавшийся на Северном Урале в позднем плейстоцене, был представителем сибирского териокомплекса. Позднеплейстоценовый териокомплекс Северного Урала испытывал влияние териокомплекса соседних территорий (рис. 14).

В состав фауны североуральских позднеплейстоценовых млекопитающих входили виды, приспособленные к жизни в различных ландшафтах и биотопах. Их можно разделить на три одинаковых по числу видов группы. Одна из них состояла из видов, приспособленных к жизни в открытых ландшафтах тундры и степи. К ней отнесены песец, светлый хорь, степная пищуха, обский и копытный лемминг, узкочерепная полевка, лошадь, носорог, сайга и овцебык. Другую группу составляли широко распространенные виды, приспособленные к жизни в различных лесных биотопах, чередующихся с открытыми пространствами, или лесо-степных биотопах. В ее состав входили волк, лисица, пещерный медведь, горностай, ласка, пещерный лев, обыкновенная полевка, полевка-экономка, мамонт, северный олень, бизон. Костные остатки млекопитающих названных двух групп видов составляли наибольшую часть в сборах (рис. 15). Количество обломков костей этих видов исчислялось сотнями и тысячами (песца — 1198, северного оленя — 8290, лошади — 548, степной пищухи — 282, овцебыка — 231 и т. д.). Относительная численность этих видов выражалась процентами и десятками процентов: песца — 4, северного оленя — 36% и т. д.

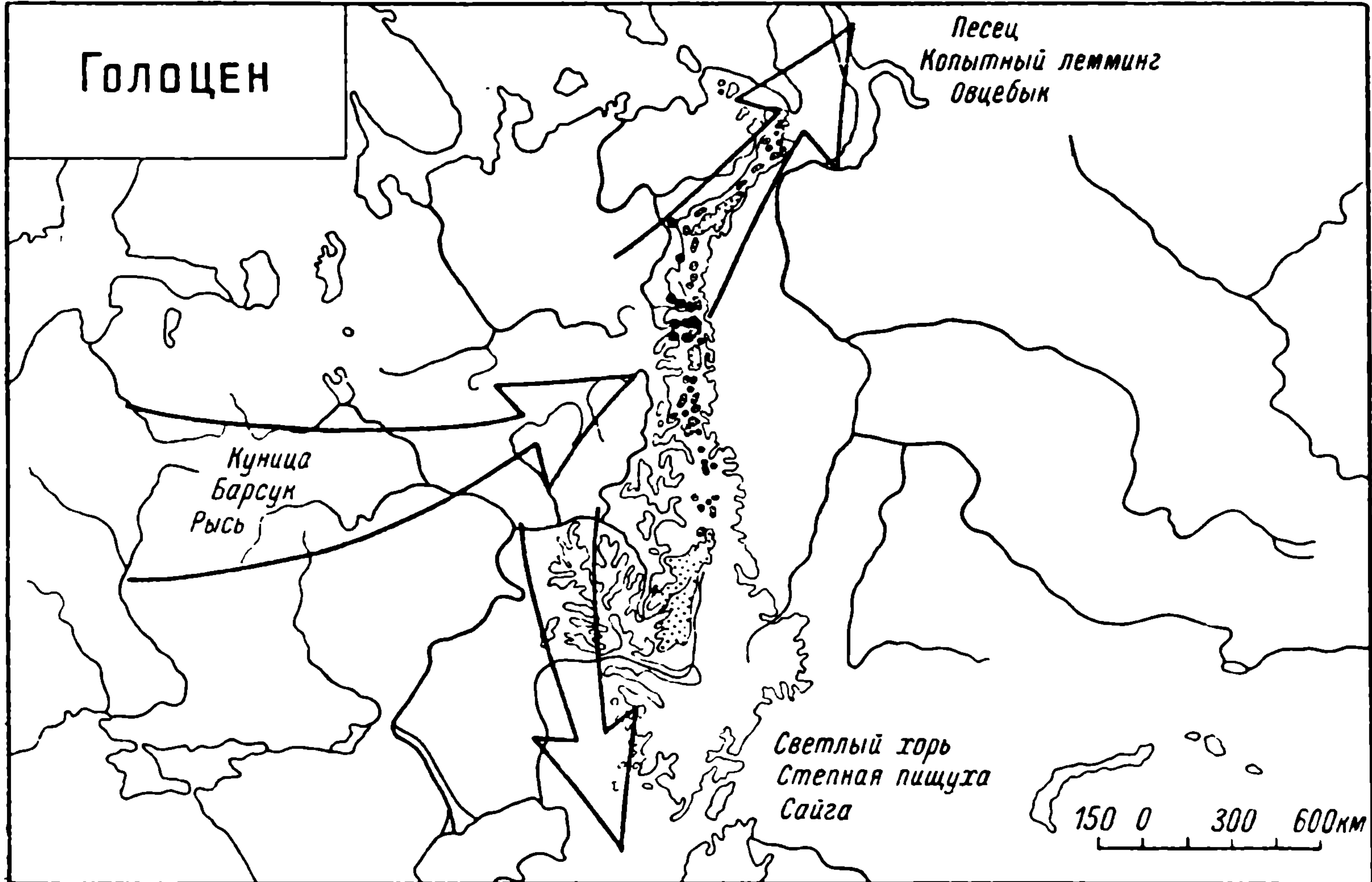
В третью группу объединены виды, наиболее приспособленные к жизни в закрытых, лесных биотопах: бурый медведь, соболь, росомаха, заяц, белка, бобр, рыжие полевки, водяная полевка, косуля и лось. Количество костных обломков перечисленных видов было очень мало и исчислялось

Рис. 14. Заселение Северного Урала различными млекопитающими в позднем антропогене.

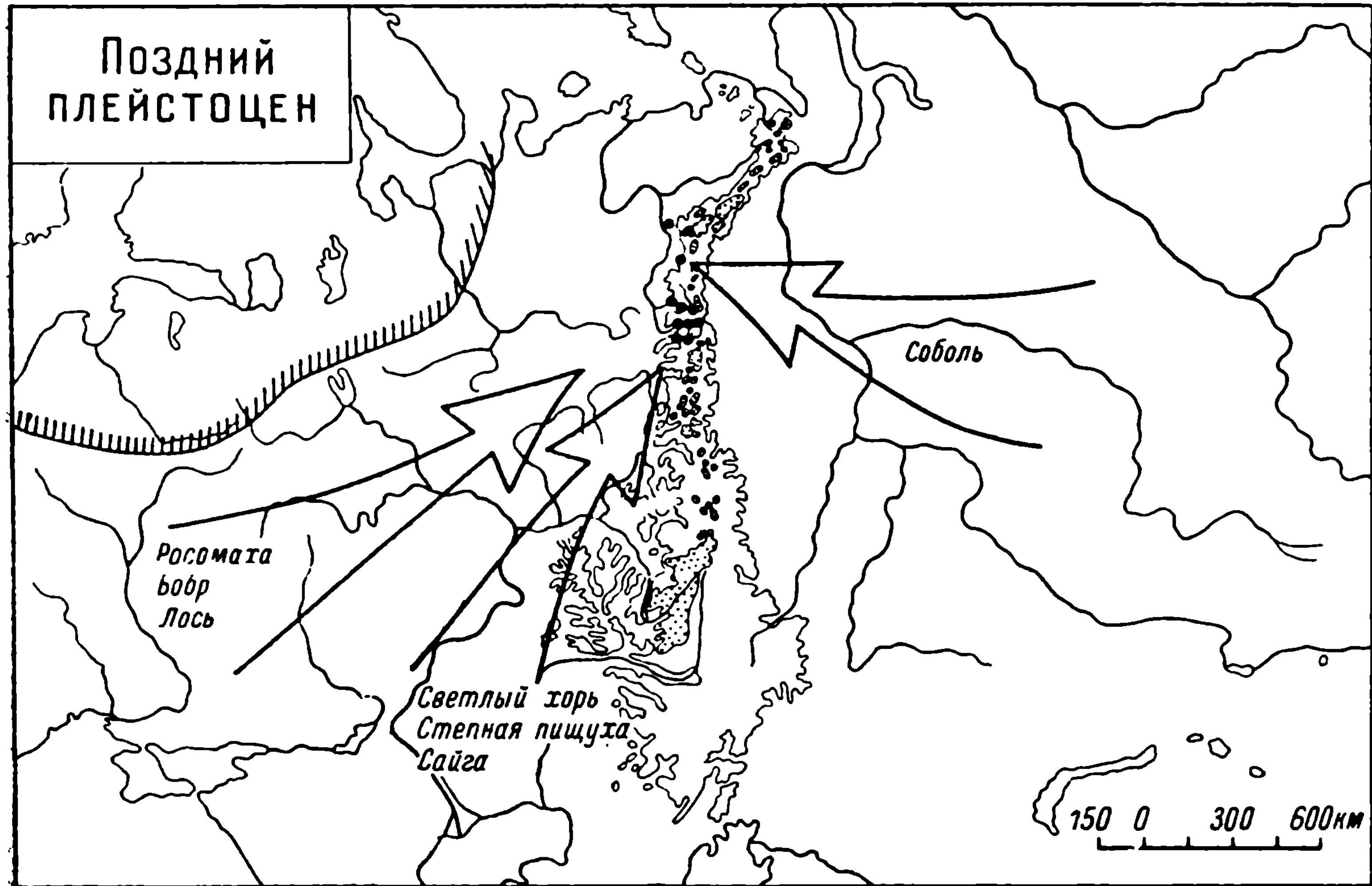
А — обследованные места скопления костей на Северном Урале; *Б* — направление расселения видов; *В* — изогипса 200 м; *Г* — изогипса 500 м; *Д* — граница валдайского оледенения.



II тыс. н. э.
Колонок
Бурундук
Черный хорь
Заяц русак
150 0 300 600км



Голоцен
Песец
Копытный лемминг
Овцебык
Куница
Барсук
Рысь
Светлый хорь
Степная пищуха
Сайга
150 0 300 600км



Поздний плейстоцен
Соболь
Росомаха
Бобр
Лось
Светлый хорь
Степная пищуха
Сайга
150 0 300 600км



А
Б
В
Г
Д

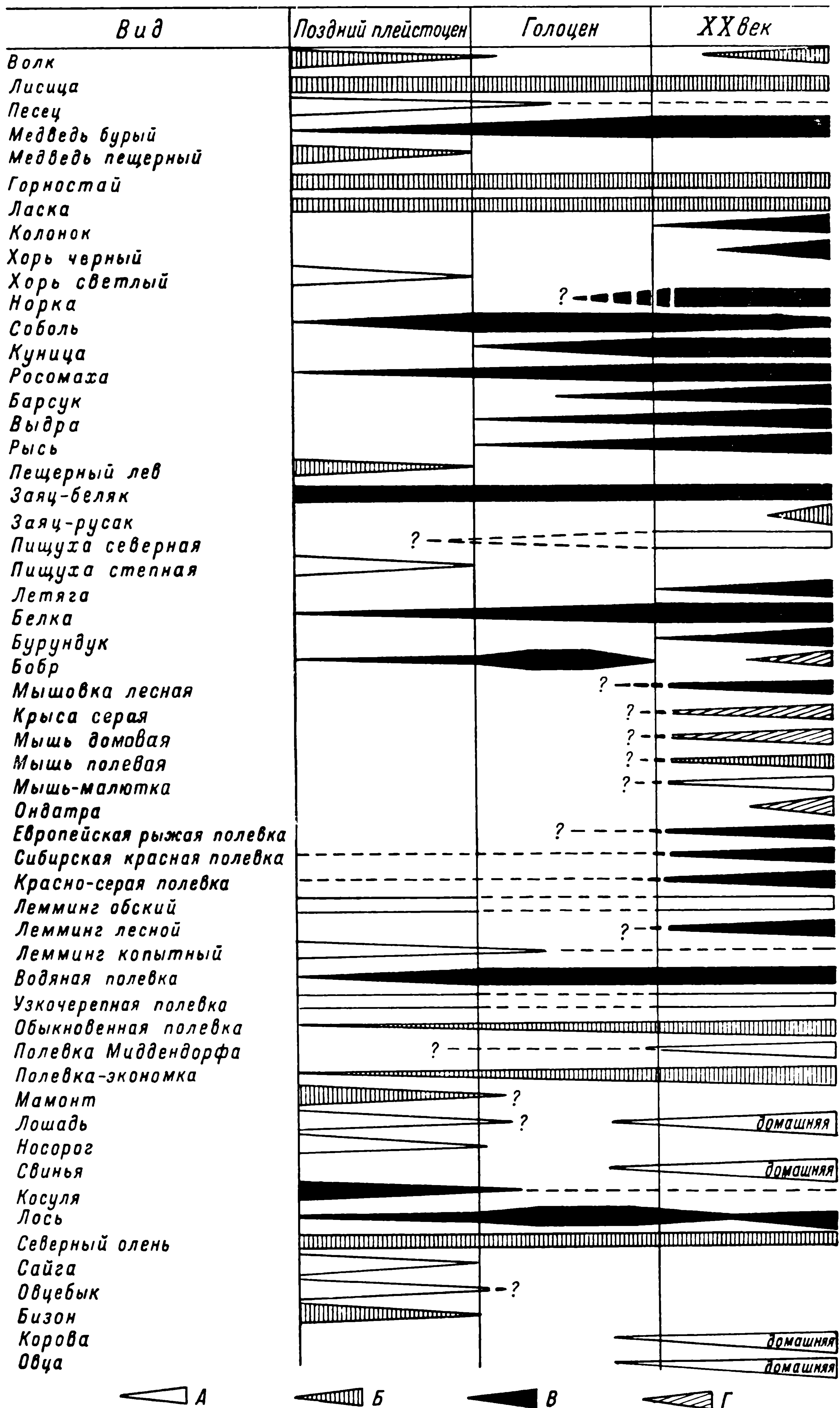


Рис. 15. Распределение млекопитающих Северного Урала по различным биотопам и их относительная численность в позднем антропогене.

А — виды открытых биотопов тундры и степи; *Б* — виды лесных биотопов, чередующихся с открытыми пространствами; *В* — виды закрытых, лесных биотопов; *Г* — виды, вселенные человеком, и синантропы.

единицами и десятками (бурый медведь — 20, соболь — 27, росомаха — 11, бобр — 8, лось — 20). Относительная численность этих видов выражалась в сотых долях процента: росомахи — 0.05, бобра — 0.01, лося — 0.08%.

Большинство видов позднеплейстоценового териокомплекса — волк, песец, пещерный лев, мамонт, лошадь, носорог, северный олень, косуля, сайга, овцебык, бизон — не приспособлены к глубоким снегам, которые затрудняют их передвижение и добывание пищи. Из птиц в позднем плейстоцене преобладали белые куропатки — характерные обитатели тундры. На основании этого можно предположить, что преобладающим ландшафтом в позднем плейстоцене на Северном Урале был сравнительно открытый ландшафт лесостепного или лесотундрового типа с относительно невысоким снеговым покровом зимой (Кузьмина, 1966а).

Данные палеоботаников подтверждают эти выводы. В составе спор и пыльцы образцов грунта из Медвежьей пещеры на Верхней Печоре преобладали споры папоротников, плаунов, сфагнума. Из травянистых растений чаще встречалась пыльца сложноцветных, злаковых, кипрейных, лютиковых и полыней. Пыльца древесных пород составляла 0.8—35.0% от общего числа спор и пыльцевых зерен. Основными лесообразующими породами были сосна, кедр и высокоствольная береза.[1]

Специальные опыты по сопоставлению спорово-пыльцевых спектров современных поверхностных проб с окружающей растительностью были проведены на севере Якутии. Они показали, что состав спор и пыльцы в пробе характеризует растительность территории, измеряемой тысячами квадратных километров, а не маленького участка, окружающего место взятия пробы (Шахова и Колпаков, 1966).

Поэтому можно предположить, что в позднеплейстоценовом лесостепном ландшафте на Северном Урале лесные участки состояли из светлых сосново-березовых колков с богатым разнотравьем. Небольшие пятна темнохвойных лесов располагались, видимо, в поймах рек или по предгорьям Северного Урала.

По мнению М. П. Гричук (1961), в середине или во второй половине ледниковой эпохи при сравнительно низких температурах, специфических почвенных условиях, континентальности и постепенном нарастании дефицита влаги приледниковая растительность складывалась из арктических, горноальпийских видов и степных холодоустойчивых ксерофитов. Судя по схеме М. П. Гричук (1961), такая обстановка могла складываться и в северо-восточных районах европейской части Русской равнины под действием скандинавских оледенений. Современные степные, арктические и горноальпийские виды травянистых растений, указанные Л. Б. Ланиной (1940) для Печоро-Илычского заповедника, являются, по-видимому, отголоском позднеплейстоценовой степной эпохи.

Указанные палеозоологические и палеоботанические данные свидетельствуют об отсутствии покровного оледенения на Северном Урале 18—20 тыс. лет назад, во время последнего, валдайского оледенения в Скандинавии. Этот вывод согласуется с результатами последних работ палеогеографов, геологов и палеоботаников, которые все чаще высказывают мнение о небольших масштабах оледенения Северного Урала. Они предполагают, что последнее оледенение носило горнодолинный характер и было сосредоточено преимущественно на Полярном Урале (Калецкая, 1961, 1964; Боярская, 1964, 1965; Генералов, 1964; Кузин и Чочиа, 1965; Кузин, 1966; Троицкий, 1966). Возможно также, что бассейн Нижней Печоры был занят морской трансгрессией (Линдберг, 1955; Попов, 1961).

---

[1] Данные палинологического анализа М. В. Барковой (Гуслицер и Канивец, 1965).

Голоценовый териокомплекс

Сравнение позднеплейстоценового и голоценового териокомплексов Северного Урала показало их значительные отличия как по составу, так и по относительной численности видов. Причины вымирания плейстоценовых млекопитающих выяснены недостаточно. Они заключались, по-видимому, преимущественно в изменении голоценовых фитоландшафтов по сравнению с плейстоценовыми. Одновременно мог действовать антропогенный фактор, снижавший численность отдельных видов. Поэтому на рубеже плейстоцена и голоцена на Северном Урале вымерли пещерный медведь, пещерный лев, мамонт, носорог. Светлый хорь, степная пищуха и сайга отступили к югу почти на 1000 км (рис. 14). Ареалы овцебыка, песца, копытного лемминга, наоборот, сдвинулись к северу и северо-востоку, далеко за пределы Северного Урала (Кузьмина, 1966б). Можно предположить, что позднеплейстоценовая лошадь и бизон сохранились на Северном Урале и в голоцене, трансформировавшись в лесных тарпана и зубра. Однако их голоценовых остатков здесь пока не обнаружено. К голоцену изменился и видовой состав птиц; более многочисленными стали глухари, тетерева, различные утиные.

Современная фауна Северного Урала насчитывает 42 вида млекопитающих. Она состоит из позднеплейстоценовых видов, доживших до современности, и видов, появившихся на Северном Урале в голоценовое время (рис. 15). Из позднеплейстоценовых млекопитающих сохранились 22 вида, составляющие 52.5% голоценового териокомплекса. На долю самостоятельно расселившихся и появившихся в голоцене приходится 40.3%. Из них 16.6% составляют виды европейской лесной фауны — черный хорь, норка, куница, выдра, рысь. Представителями сибирской фауны, составляющими 14.2%, можно считать колонка, летягу, бурундука и, вероятно, лесного лемминга. Северная пищуха и полевка Миддендорфа могли появиться на Северном Урале еще в позднем плейстоцене. Однако точных палеонтологических данных, подтверждающих это предположение, нет. Из юго-западных и южных районов Русской равнины расселились и продолжают расселяться 4 вида (9.5%) — барсук, заяц-русак, полевая мышь и мышь-малютка. Случайный (синантропный) элемент фауны составляют 2 вида (4.8%) — серая крыса и домовая мышь. Акклиматизирован человеком 1 вид (2.4%) — ондатра.

Проникновение перечисленных видов происходило в течение всего голоцена. Куница, барсук и рысь появились на Северном Урале где-то в середине голоцена. Костные остатки колонка, летяги и бурундука пока еще не обнаружены в полуископаемом состоянии. Это вызвано, по-видимому, их относительно недавним расселением на Русской равнине. Появление черного хоря и зайца-русака на севере и северо-востоке европейской части СССР произошло в течение последних десятилетий. Таким образом, и в голоцене состав териофауны Северного Урала продолжал и продолжает свое формирование за счет видов, вселяющихся с соседних территорий (рис. 14).

По приспособленности видов к различным биотопам голоценовых млекопитающих Северного Урала можно разделить на следующие группы. Первая, наиболее многочисленная, включает 23 вида (54.8%) типичных лесных обитателей (бурый медведь, соболь, куница, росомаха, выдра, рысь, заяц, белка, бурундук, водяная полевка, рыжие полевки, лось и др.). Вторую группу, менее типичных лесных обитателей, составляют виды, приспособленные к жизни в различных биотопах. Они широко распространены и в меньшей степени связаны с лесами. В состав этой группы входят 12 видов (28.5%): волк, лисица, горностай, ласка, полевая мышь, обыкновенная полевка, северный олень и др. Остальные 4 вида (9.5%) —

песец, обский и копытный лемминги и полевка Миддендорфа — характерные представители ландшафта тундры. Однако они очень редко встречаются на Северном Урале в настоящее время.

Итак, современная териофауна Северного Урала состоит преимущественно из видов таежных лесных биотопов. Сравнение позднеплейстоценового и голоценового териокомплексов показывает их преемственность и коренные различия по типам адаптации животных к местообитаниям. Состав видов голоценовых и современных млекопитающих Северного Урала соответствует ландшафту темнохвойной тайги в отличие от лесостепного и лесотундрового ландшафта позднего плейстоцена. Палеоботаническими исследованиями установлено, что наибольшее смещение границы лесной зоны к северу произошло в середине голоцена, когда темнохвойная тайга достигла побережья Баренцева моря (Нейштадт, 1957). По всей вероятности, к этому времени следует относить вселение куницы, рыси и барсука на Северный Урал.

СООТНОШЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ЗВЕРЕЙ

Накопление ископаемых и полуископаемых костных обломков в пещерах Северного Урала происходило различными путями. Тем не менее относительное количество костей и особей в большей или меньшей степени должно отражать численность популяций видов в плейстоцене и голоцене.

Сравнение относительной численности некоторых видов голоценовых млекопитающих с позднеплейстоценовыми свидетельствует об увеличении в голоцене численности типичных лесных млекопитающих (рис. 15). Особенно резкое повышение численности наблюдалось у бурого медведя, росомахи, бобра, белки, водяной полевки и лося. Так, относительное количество особей белки в голоценовых слоях увеличилось в 20—30 раз по сравнению с позднеплейстоценовыми, водяной полевки — в 9—12 раз. Относительная численность лося составила 12.0% против 0.08% в позднем плейстоцене. В настоящее время лось в Печоро-Илычском заповеднике — один из наиболее обычных видов млекопитающих, при учете которого на каждые 1000 га лесной площади встречается 3—7 особей (Язан, 1961а), а на 1000 га площади пастбищ — 46—58 особей (Ланина, 1963). В голоцене также резко увеличилась численность росомахи и бобра по сравнению с поздним плейстоценом (рис. 16). Уменьшение численности отмечено для волка, песца, зайца, копытного лемминга и северного оленя (табл. 43).

Убывание и возрастание численности популяций голоценовых животных обусловлено прежде всего изменением климата и ландшафтов на рубеже плейстоцена и голоцена. Сравнение относительной численности зверей Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене показывает, что в голоцене сократилась численность млекопитающих открытых ландшафтов за счет увеличения численности видов закрытых, лесных биотопов. Одни виды — бурый медведь, соболь, росомаха, белка, бобр, лось — были приспособлены к таежному ландшафту голоцена, и численность их увеличилась. Другие оказались менее пластичными, и численность их в данном районе сократилась (волк, песец, копытный лемминг, северный олень, овцебык).

Изменение численности зверей в настоящее время тесно связано в этих районах с хозяйственной деятельностью человека, которая или приводит к полному истреблению животных (соболь, бобр), или оказывает на их численность косвенное влияние (волк, северный олень). Мероприятия по акклиматизации и реакклиматизации способствуют повышению чис-

ленности соболя, бобра, ондатры. В настоящее время относительная численность лисицы, бурого медведя, куницы и росомахи понизилась по сравнению с голоценом. Это произошло, по-видимому, в результате слишком

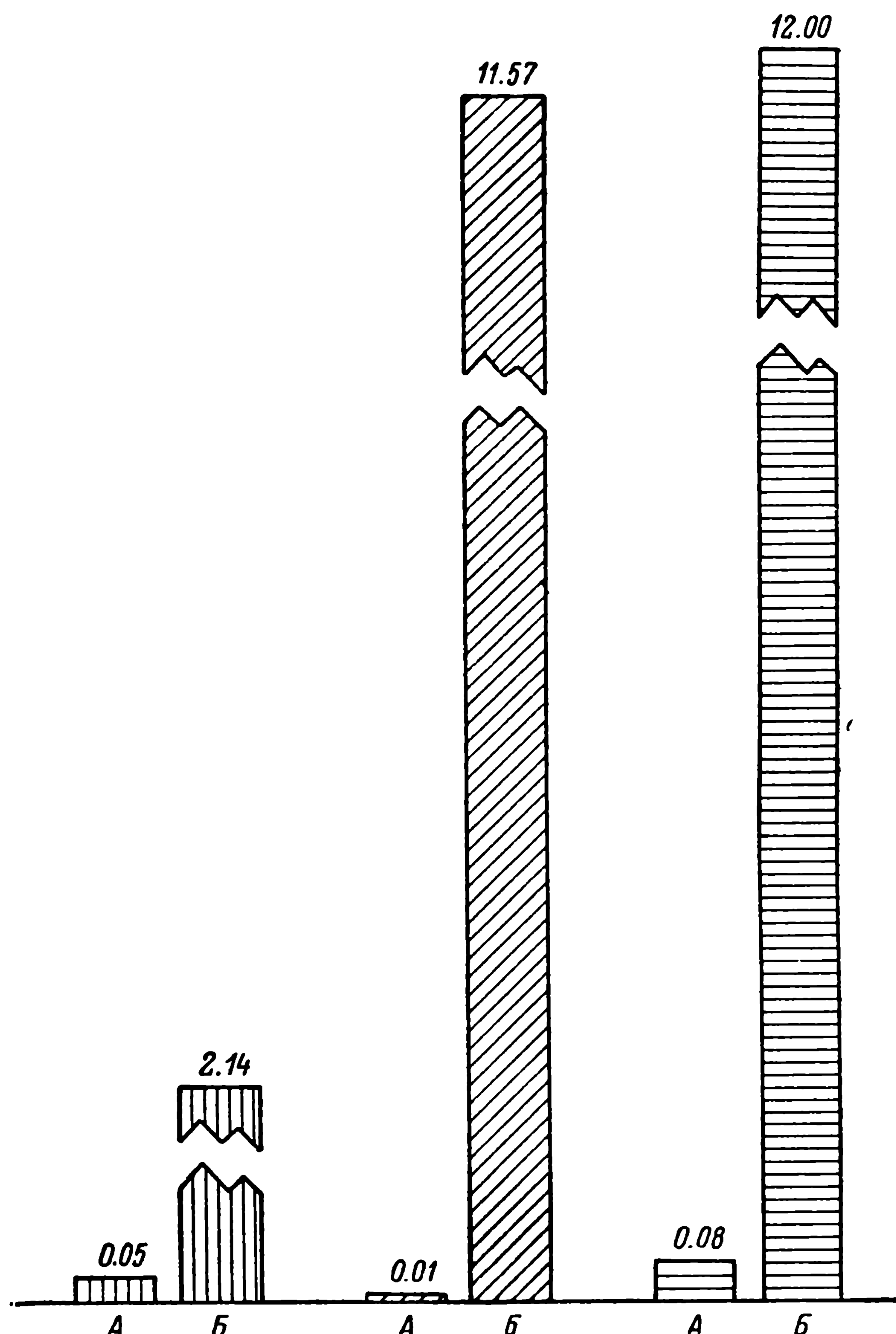


Рис. 16. Относительное количество обломков костей (в %) росомахи — *Gulo gulo* (*слева*), бобра — *Castor fiber* (*в центре*), лося — *Alces alces* (*справа*) в позднем плейстоцене (*А*) и в голоцене (*Б*) на Северном Урале.

интенсивного промысла перечисленных видов. Кроме того, могло сказаться действие экономического фактора, так как в послевоенные годы стали модны относительно недорогие меха и на них повысился спрос.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обильные костные фрагменты, оставшиеся «от стола» человека древнего каменного века или сохранившиеся от религиозных церемоний более поздних времен, дали фактические основания для выполнения данной работы.

Анализ путей формирования таежной териофауны на границе Восточной Европы и Западной Сибири позволяет сделать следующие выводы.

Таблица 43

Относительная численность (в %) некоторых пушных зверей Северного Урала в позднем антропогене

Вид	Поздний плейстоцен	Голоцен	Современность
	Медвежья пещера	Канинская и Уньинская пещеры	среднегодовая заготовка шкур в Троицко-Печорском районе Коми АССР
Волк	3.3	1.2	0.02
Лисица	0.9	0.8	0.12
Песец	23.6	2.5	0.003
Медведь бурый	0.9 *	40.6 (ритуальные остатки)	0.01
Соболь	0.9	3.3	Промысел запрещен
Куница	—	9.0	0.32
Росомаха	0.4	7.0	0.01
Заяц	63.0	7.4	3.90
Белка	6.4	14.3	95.50
Бобр	0.4	14.0	Уничтожен и вновь акклиматизирован
Всего	100	100	100
Количество особей, принятое за 100	546	244	66000

* Использованы также костные остатки из Канинской и Уньинской пещер.

Процесс преобразования позднеплейстоценовой «мамонтовой фауны» Северного Урала заключался в изменении видового состава и численности популяций различных видов. Эволюция состава териофауны привела к тому, что лесостепной или лесотундровый териокомплекс позднего плейстоцена сменился в голоцене таежным. Направление изменений позднечетвертичной фауны на Северном Урале, по-видимому, существенно не отличалось от формирования териофауны других районов Северной Азии. Возможно, оно было общим для всей современной тайги Евразии, так как наши данные подтверждают выводы И. Д. Черского (1891) и Э. А. Вангенгейм (1961), изучавших фауну северо-востока Сибири, и Н. М. Ермоловой (1963) о фауне Прибайкалья.

Изменения видового состава млекопитающих в позднечетвертичную эпоху происходили на Северном Урале (так же как и в других районах и в другие периоды) за счет вымирания одних видов, вселения и выселения других. Движущей силой преобразования позднеплейстоценового лесостепного териокомплекса в голоценовый таежный было, по-видимому, потепление климата и увеличение зимних осадков, а также смена открытых лесостепных и лесотундровых ландшафтов позднего плейстоцена на голоценовые закрытые — лесные. Это привело к вымиранию типичных плейстоценовых зверей — мамонта, пещерного медведя, пещерного льва, носорога и др. Ареалы других видов, приспособленных к открытым ландшафтам (песца, светлого хоря, степной пищухи, северного оленя, сайги, овцебыка и др.), сократились в голоценовую эпоху.

Вселение новых видов на территорию Северного Урала происходило как в позднем плейстоцене (соболь, росомаха, бобр, лось) и голоцене

(куница, рысь, барсук, колонок, бурундук), так и в наши дни (черный хорь, заяц-русак).

Подтверждением упомянутой смены ландшафтов Урала в позднем антропогене может быть также изменение относительной численности популяций различных видов. В голоцене сократилось количество животных сравнительно открытых ландшафтов (волка, песца, северного оленя, копытного лемминга и др.). Относительная численность видов таежных ландшафтов (бурого медведя, соболя, росомахи, куницы, белки, бобра, лося) увеличилась.

Изменения в составе орнитофауны, видимо, шли в том же направлении. В позднем плейстоцене на Северном Урале наиболее многочисленной была белая куропатка (*Lagopus lagopus*), а в голоцене стал преобладать глухарь (*Tetrao urogallus*). Не вызывает сомнений, что лесные формы млекопитающих и птиц появились в исследуемом районе из каких-то расположенных поблизости таежных участков, которые наверняка существовали на протяжении плейстоцена. Высокая специализация упомянутых видов в таежных ландшафтах потдверждает длительность существования этих формаций.

У млекопитающих, переживших на Северном Урале переход от сурового, сухого, континентального климата позднего плейстоцена к более мягкому и влажному голоценовому, выработались различные морфологические и, вероятно, экологические приспособления к изменившимся условиям обитания. Роль экогенеза — эволюции физиологических (Шварц, 1963) и поведенческих (этологических) черт видов была безусловно также значительной, но этот вопрос требует специального исследования.

Морфологические изменения в скелете одних видов заключались в увеличении высоты конечностей голоценовых зверей (песец, северный олень). Это удлинение произошло преимущественно за счет дистальных отделов конечностей — фаланг, метаподий, голени. У других видов наблюдались изменения в строении зубной системы, сводившиеся к относительному увеличению отдельных зубов (волк, копытный лемминг) или к уменьшению длины зубного ряда, высоты челюсти и ее массивности (сайга, степная пищуха, заяц). В некоторых случаях одновременное уменьшение всех отделов скелета приводило к уменьшению размеров тела голоценовых животных по сравнению с позднеплейстоценовыми (бурый медведь, заяц, сайга, овцебык). Таксономически эти изменения не всегда могут быть выражены. Это объясняется или медленным темпом эволюции, или недостаточностью палеонтологических сборов, особенно черепов и их фрагментов.

Деятельность человека также, видимо, оказывала влияние на формирование фауны исследуемого района. Она проявилась особенно заметно в историческую эпоху и привела к уменьшению или увеличению численности одних видов, истреблению или акклиматизации других.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас КОМИ АССР. 1964. М. : 1—112.

Банников А. Г., Л. В. Жирнов, Л. С. Лебедева и А. А. Формозов. 1961. Биология сайгака. Изд. сельскохоз. лит., М. : 3—333.

Бачинский Г. А. 1965. Принципы тафономической классификации местонахождений наземных позвоночных из неогеновых и антропогеновых отложений Украины. Палеонтологический сборник, Изд. Львовск. гос. унив., Львов, 2, 2 : 65—72.

Бибикова В. И. 1958. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура. Бюлл. МОИП, отд. биол., 6 : 23—35.

Боярская Т. Д. 1964. Развитие растительности восточных склонов Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода, Новосибирск : 49—51.

Боярская Т. Д. 1965. Растительность СССР во время максимального оледенения и в мгинскую межледниковую эпоху. В кн.: Палеогеография четвертичного периода, изд. МГУ, М. : 19—35.
Брандт И. Ф. 1856. Позвоночные животные североевропейской России, и в особенности Северного Урала. СПб. : 1—76.
(Бэр К. Э.) Baer K. E. 1845. Uebersicht des Jagd — Erwerbes in Sibirien, besonders im Oestlichen. Beiträge zur Kenntn. d. Russ. Reichs., 7, St.-Petersb.
Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геол. инст. АН СССР, 48, М. 3—182.
Варсанофьева В. А. 1940. Геологическое строение территории Печоро-Илычского заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 1 5—292.
Векуа А. К. 1962. К изучению нижнечетвертичных хищных Грузии. Тр. Инст. палеобиол. АН Груз. ССР, 7 49—50.
Верещагин Н. К. 1957а. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. ЗИН АН СССР, 22 9—75.
Верещагин Н. К. 1957б. «Следы» древней жизни на Северном Урале. Природа, 4 : 103—104.
Верещагин Н. К. 1959а. Млекопитающие Кавказа. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—703.
Верещагин Н. К. 1959б. Овцебык на севере Сибири. Природа, 8 : 105—106.
Верещагин Н. К. 1963а. Основные черты формирования териофаун Голарктики в антропогене. Зоол. журн., 42, 11 : 1686—1698.
Верещагин Н. К. 1963б. Географические изменения черепа и размеров пещерных и бурых медведей Голарктики в антропогене. В кн.: Зоогеография суши. Тез. докл. III Всесоюзн. совещ. по зоогеографии суши. Ташкент : 55—56.
Верещагин Н. К. 1965. Бурый медведь в СССР. В сб.: Вопросы охотничьего хозяйства СССР, изд. «Колос», М. : 84—88.
Верещагин Н. К. и И. М. Громов. 1953. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—37.
Верещагин Н. К. и И. Е. Кузьмина. 1962. Раскопки в пещерах Северного Урала. Природа, 3 : 76—78.
Виноградов Б. С. 1922. Материалы по систематике и морфологии грызунов. 1. Заметки об ископаемых леммингах и полевках Южной Сибири. Ежегодн. Зоол. музея Российск. АН, 23 : 371—378.
Витт В. О. 1952. Лошади Пазырыкских курганов. Сов. археол., 14 : 165—205.
Воронцов Е. М. 1959. Общая характеристика фауны наземных позвоночных животных горных районов Среднего Урала. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., 50 : 280—297.
Генералов П. П. 1964. Палеогеография плейстоцена Северного Урала. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода, Новосибирск : 77—79.
Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. Биомедгиз, М. : 9—548.
(Гептнер В. Г.) Heptner W. G. 1964. Über die morphologischen und geographischen Beziehungen zwischen Mustela putorius und Mustela eversmanni. Sonderdruck and Z. f. Säugetierkunde, 29, 6 : 321—330.
Гептнер В. Г., А. А. Насимович и А. Г. Банников. 1961. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. Изд. «Высшая школа», М. : 5—758.
Герасимов И. М. и К. К. Марков. 1939. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 33 : 7—462.
Гофман Э. 1856. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой, 2. СПб. : 1—210.
Григорьев Н. Д. и В. А. Попов. 1952. К методике определения возраста материкового песца (*Alopex lagopus* L.). Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол. и с.-х. наук, 3, Казань : 207—216.
Гричук М. П. 1961. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода. В кн.: Палеогеография четвертичного периода СССР. Изд. МГУ, М.
Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). Тр. Инст. геол. АН СССР, 64, геол. сер., 17 1—516.
Громов В. И., И. И. Краснов и К. В. Никифорова. 1958. Основные принципы стратиграфического подразделения четвертичной системы и ее нижняя граница. Изв. АН СССР, сер. геол., 5 : 3—12.
Громов В. И., М. Н. Алексеев, Э. А. Вангенгейм, Н. В. Кинд, К. В. Никифорова и Э. И. Равский. 1965. Схема корреляции антропогеновых отложений Северной Евразии. В сб.: Корреляция антропогеновых отложений Северной Евразии, изд. «Наука», М. 5—33.
Громов И. М. 1957а. Верхнеплейстоценовые грызуны Камско-Куйбышевского Поволжья. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 151—191.

Громов И. М. 1957б. Материалы по истории фауны грызунов Нижнего Урала и северного Прикаспия. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 192—245.
Громов И. М. 1957в. Ископаемые четвертичные грызуны северной части Нижнего Дона и прилежащего участка Волго-Донского водораздела, Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 246—318.
Громов И. М. 1961. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 17 : 3—189.
Громова В. И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Boj.) в СССР. Тр. ЗИН АН СССР, **2**, 2—3 : 77—204.
Громова В. И. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Чч. 1 и 2. Тр. ПИН АН СССР, **17**, 1 : 1—373; 2 : 5—161.
Гуреев А. А. 1964. Зайцеобразные. Фауна СССР. Млекопитающие, **3**, 10, изд. «Наука», М.—Л. : 3—265.
Гуслицер Б. И. 1959. Медвежья пещера в бассейне Верхней Печоры. В сб.: Спелеология и карстоведение, изд. МОИП, М. : 69—82.
Гуслицер Б. И. и В. И. Канивец. 1962. Первая палеолитическая стоянка на Печорском Урале. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 27 : 21—27.
Гуслицер Б. И. и В. И. Канивец. 1965. Пещеры Печорского Урала. Изд. «Наука», М.—Л. : 3—127.
Гуслицер Б. И., В. И. Канивец и Е. М. Тимофеев. 1965. Стоянка Бызовая — палеолитический памятник у Полярного круга. Сов. археол., 2 : 135—141.
Донауров С. С. 1947. Реакклиматизация речного бобра в Печоро-Илычском заповеднике. Тр. Печоро-Илычского гос. заповед., 5 : 85—114.
Дуброво И. А. 1960. Древние слоны СССР. Тр. ПИН АН СССР, **85**, 1 : 3—78.
Дуброво И. А. 1966. Плейстоценовые млекопитающие Среднего и Южного Урала и их стратиграфическое значение. Научн. тр. Пермского политехн. инст., 20, Пермь : 125—135.
Егоров О. В. 1965. Дикие копытные Якутии. Изд. «Наука», М. : 5—258.
Ермолова Н. М. 1963. О фауне млекопитающих эпохи палеолита и неолита Прибайкалья. Матер. по этногр. Изд. Всесоюзн. геогр. общ., 3, Л. : 27—64.
Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись, 1. Тр. ПИН АН СССР, 24 : 3—177.
Житков Б. М. 1937. О прежнем распространении соболя в Европе. Тр. Томского биол. н.-иссл. инст., 4, Томск : 24—36.
Зюссдорф М. 1902. Руководство к сравнительной анатомии домашних животных, Чч. I, II, СПб : 105—716.
Иванова И. К. 1966. Стратиграфия верхнего плейстоцена Средней и Восточной Европы по данным изучения лёссов. В сб.: Верхний плейстоцен. Стратиграфия и абсолютная геохронология, изд. «Наука», М. : 32—65.
Иностранцев А. А. 1882. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб. : 1—214.
Калецкая М. С. 1961. К стратиграфии четвертичных отложений Печорского бассейна. В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым северо-востока европейской части СССР, 1. Изд. АН СССР, М. : 79—83.
Калецкая М. С. 1964. Некоторые вопросы формирования четвертичных отложений северо-востока Русской равнины и западного склона Полярного и Приполярного Урала. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по изуч. четвертичн. периода, Новосибирск: 47—50.
Канивец В. И. 1962. Первые результаты раскопок в Уньинской пещере. Матер. по археол. Европейского Северо-Востока, 1, Сыктывкар: 103—131.
Канивец В. И. 1964. Канинская пещера. Изд. «Наука», М. : 3—135.
Карачаровский В. В. 1951. Позднечетвертичная фауна пещер бассейна р. Юрюзани (Южный Урал). Матер. к исслед. по археол. СССР, 21 : 244—269.
Карри-Линдаль К. 1964. История заселения Скандинавии позвоночными животными. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1 : 123—134.
Кириков С. В. 1935. Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии. Ч. 1. Краткий обзор исследований, касавшихся фауны южной оконечности Урала и близких к ней местностей. Зоол. журн., **13**, 1 : 193—206; 3 : 551—593.
Кириков С. В. 1936. Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии. Ч. 2. Южная оконечность Урала как зоогеографическая граница. Зоол. журн., **15**, 2 : 292—306.
Кириков С. В. 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. Изд. АН СССР, М. : 3—411.
Кириков С. В. 1955. Птицы и млекопитающие южной окраины Приуралья. Тр. Инст. геогр., 66, Матер. по биогеогр. СССР, 2, Изд. АН СССР, М. : 5—107.
Кириков С. В. 1958. Исторические изменения животного мира нашей страны. Сообщение 4. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1 : 71—83.

Кириков С. В. 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР в XIII—XIX вв. Лесная зона и лесотундра. Изд. АН СССР, М. : 3—156.
Кириков. С. В. 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. Изд. «Наука», М. : 5—344.
Кнорре Е. П. 1939. Итоги двухлетних опытов по одомашнению лося. Н.-методол. зап. Глав. упр. по запов., 4, М. : 100—117.
Кнорре Е. П. 1949. Экология лося в связи с одомашнением. Н.-методол. зап. Главн. упр. по запов., 13, М. 105—114.
Кнорре Е. П. 1954. Сезонные миграции лося в Печорской тайге. Изв. Коми фил. Всесоюзн. геогр. общ., 2 : 53—60.
Кнорре Е. П. 1959. Экология лося. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 7 : 5—122.
Козлов В. В. 1966. Волки лесостепной Сибири и их истребление. Красноярское книжн. изд., Красноярск: 3—128.
Кузин И. Л. 1966. Являлся ли Урал центром материковых оледенений? В кн.: Четвертичный период Сибири. Изд. «Наука», М. : 198—201.
Кузин И. Л. и Н. Г. Чочиа. 1965. Проблема оледенений Западно-Сибирской низменности. В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. Изд. «Наука», М. : 177—187.
Кузьмина И. Е. 1965. Сайга и степная пищуха в верховьях Печоры. Зоол. журн., 44, 2 : 307—311.
Кузьмина И. Е. 1966а. К истории териофауны Северного Урала и Приуралья в верхнем антропогене. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 3 : 91—102.
Кузьмина И. Е. 1966б. Об истории ареалов млекопитающих Северного Приуралья (на протяжении верхнего антропогена). Тез. докл. Четвертой межвузовской зоогеограф. конф., Одесса: 133—134.
Ланина Л. Б. 1940. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печоро-Илычского заповедника. Тр. Печоро-Илычск. запов., 3 : 5—149.
Ланина Л. Б. 1963. Определение допустимой плотности населения лосей в охотничьих угодьях бассейна Верхней Печоры. Тр. Печоро-Илычск. гос. запов., 10 : 220—275.
Латкин В. Н. 1853. Дневник во времени путешествия на Печору в 1840 и 1843 гг. Чч. 1, 2. Зап. Русск. геогр. общ., 7, СПб. : 1—127.
Лепехин И. 1822. Окончание записок путешествия академика Лепехина. Т. 5. ч. 4. Прибавление второе. Описание песца, некоторых птиц, рыб и морских растений. Изд. АН, СПб. : 460—492.
Линдберг Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—334.
Лобачев С. В. 1932. Верхневычегодская экспедиция. Тр. Сев. методол. охотоустроительной экспед., М. : 3—237.
Макридин В. П. 1959. К биологии тундрового волка. Тр. НИИ сельск. хоз. Крайнего Севера, 9, Л. : 3—256.
Мензбир М. А. 1934. Очерк истории фауны европейской части СССР. Гос. изд. биол. и мед. лит., М.—Л. : 7—196.
Мертц П. А. 1953. Волк в Воронежской области. Преобразование фауны позвоночных нашей страны. Биотехнические мероприятия. Изд. МОИП, М. : 116—135.
Миддендорф А. 1869. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. II., отд. 5. Сибирская фауна. СПб. : 111—310.
Насимович А. А. 1948. Новые данные по экологии росомахи в Лапландском заповеднике. Тр. Лапландск. гос. запов., 3 : 107—124.
Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. Изд. АН СССР, М. : 3—403.
Новиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—283.
Огнев С. И. 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии, 2. Гос. изд., М.—Л. 9—776.
Остроумов Н. А. 1949. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. Коми гос. изд., Сыктывкар : 3—237.
Остроумов Н. А. 1951. О некоторых изменениях фауны Коми АССР за последние 40 лет. Природа, 7 : 71—72.
Остроумов Н. А., А. Н. Романов и В. В. Турьева. 1953. Производительные силы Коми АССР, т. 3. Ч. 2. Животный мир. Изд. АН СССР, М. : 3—242.
Паавер К. Л. 1965. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту : 5—494.
Павлинин В. Н. 1963. Тобольский соболь. Тр. Инст. биол. Уральского филиала АН СССР, 34, Свердловск : 3—112.
Паллас П. С. 1786. Путешествие по разным провинциям Российской империи. Ч. II, кн. II. Описание животных. Изд. АН, СПб. : 1—571.
Підоплічко І. Г. 1938. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, вип. 1. Вид. АН УРСР, Київ : 3—196.

Пидопличко И. Г. 1951—1954. О ледниковом периоде. Вып. 2, 3. Изд. АН УССР, Киев, II : 1—264; III : 1—220.
Пидопличко И. Г. 1952. Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Изд. АН УССР, Киев : 3—89.
Пидопличко И. Г. 1957. Об определении геологического возраста костей антропогеновых позвоночных и его значение для геохронологии. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 13 : 447—453.
Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Изд. Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск : 1—364.
Попов А. И. 1961. Палеогеография плейстоцена Большеземельской тундры. Вестн. МГУ, сер. геогр., 6 : 41—47.
Попов В. А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань : 5—468.
Попов М. Г. 1953. О взаимоотношении тайги и леса в Средней Сибири. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 6 : 81—96.
Портенко Л. А. 1937. Фауна птиц в неполярной части Северного Урала. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—240.
Пузанов И. И. 1938. Зоогеография. Учпедгиз, М. 3—358.
Рокицкий П. Ф. 1961. Основы вариационной статистики для биологов. Изд. Белор. гос. унив., Минск : 1—222.
Россолимо О. Л. и В. А. Долгов. 1965. Закономерности изменчивости черепа волка на территории СССР. Acta theriol., 10, 12 : 195—207.
Серебровский П. В. 1935. История животного мира СССР. Лен. обл. изд., Л. : 3—129.
Скалон В. Н. 1952. Песец и корсак. Природа, 9 : 106—108.
Слудский А. А. 1955. Сайгак в Казахстане. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 4, Алма-Ата : 18—55.
Смирнов Н. А. 1923—1924. О некоторых млекопитающих Западного Закавказья в каменном веке. Изв. Азерб. унив., 3, Баку : 141—149.
Смирнов Н. А. 1936. Основы стандартизации собак и стандарт ездовых по сравнению с другими лайками. Тр. Аркт. инст., 56, биология, Л. : 101—177.
Смирнов В. И. 1937. Находки костей крупных четвертичных млекопитающих в Северной области. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 5, 1 : 47—68.
Соколов И. И. 1937. Половозрастная и расовая изменчивость черепа дикого и домашнего северного оленя. Сов. оленеводство, 9 : 9—101.
Соколов И. И. 1959. Копытные звери (отряда Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР, нов. серия, № 71, Млекопитающие, 1, 3, Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—640.
Сокольский С. М. 1961. К экологии дикого северного оленя Печорской тайги. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 9 : 238—263.
Строганов С. У. 1962. Звери Сибири. Хищные. Изд. АН СССР, М. : 3—454.
Теплов В. П. 1949. К изучению питания и динамики численности популяции обыкновенной лисицы. Н.-методол. зап. Главн. упр. по запов., 13, М. : 147—170.
Теплов. В. П. 1953. Речная выдра в районе Печоро-Илычского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 6 : 7—16.
Теплов В. П. 1955. К зимней экологии росомахи в районе Печоро-Илычского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 1 : 3—11.
Теплов В. П. 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 8 : 3—215.
Теплов В. П. и Е. Н. Теплова. 1947. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 3—84.
Теплова Е. Н. 1947а. Питание лисицы в Печоро-Илычском заповеднике. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 : 245—260.
Теплова Е. Н. 1947б. Материалы по питанию лесной куницы в Печоро-Илычском заповеднике. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 : 235—244.
Теплова Е. Н. и В. П. Теплов. 1947а. Результаты реакклиматизации бобра в Печоро-Илычском заповеднике. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 : 115—144.
Теплова Е. Н. и В. П. Теплов. 1947б. Значение зимнего покрова в биологии млекопитающих и птиц Печоро-Илычского заповедника. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 : 181—234.
Троицкий Л. С. 1966. О масштабах оледенения Урала в четвертичном периоде. В кн.: Четвертичный период Сибири. Изд. «Наука», М. : 202—209.
Успенский С. М. и Ф. Б. Чернявский. 1965. Овцебык и перспективы его акклиматизации в Советской Арктике. В сб.: Охотничье-промысловые звери. Биология и хозяйственное использование, М. : 161—177.
Флеров К. К. 1927. Пищуха Северного Урала. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 28 : 138—144.
Флеров К. К. 1929. Очерки жизни бурого медведя на Северном Урале. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 30 : 351—358.

Флеров К. К. 1930. Маршрут зоологического отряда Северо-Уральской экспедиции АН под начальством Б. Н. Городского в 1926—1927 гг. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, 31 : 643—645.
Флеров К. К. 1933. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири. Изв. АН СССР, 3, сер. 7 : 445—470.
Формозов А. Н. 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. Изд. МОИП, М. : 3—141.
Цалкин В. И. 1944. Географические изменения в строении черепа песцов Евразии. Зоол. журн., 23, 4 : 156—169.
Цалкин В. И. 1958. Млекопитающие древней Латвии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 3 : 5—18.
Цалкин В. И. 1960. Домашние и дикие животные северного Причерноморья в эпоху раннего железа. В кн.: История скотоводства в северном Причерноморье. Матер. и иссл. по археол. СССР, 53 : 7—109.
Цалкин В. И. 1961. Млекопитающие бассейна Оки и Верхней Волги в начале нашей эры. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, 1 : 23—39.
Цалкин В. И. 1963. К истории млекопитающих восточноевропейской лесостепи. Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 2 : 43—62.
Цейнер Ф. 1963. Плейстоцен. Изд. иностр. лит., М. : 5—499.
Чернышев Ф. Н. 1891. Тиманские работы, произведенные в 1890 г. Изв. Геол. ком., 10, 4, СПб.: 95—147.
Черский И. Д. 1891. Описание коллекций послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885—1886 гг. СПб. : 1—706.
Шахова О. В. и В. В. Колпаков. 1966. Сопоставление спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб с растительностью севера Якутии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 6 : 92—102.
Шварц С. С. 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Тр. Инст. биол. Уральск. фил. АН СССР, 33, Свердловск : 3—131.
Шергина И. А. 1951. Четвертичная фауна млекопитающих Среднего и Южного Урала и ее стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Геол. инст. АН СССР, М. : 1—16.
Шренк А. 1855. Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным Уральским горам, предпринятое по высочайшему повелению в 1837 г. СПб. : 1—665.
Юргенсон П. Б. 1933. Об особенностях ареалов куниц. Бюлл. МОИП, отд. биол., 42, 1 : 62—77.
Юргенсон П. Б. 1947. Кидас — гибрид соболя и куницы. Тр. Печоро-Илычского гос. запов., 5 : 145—178.
Юргенсон П. Б. 1956. Очерки по сравнительному изучению соболя и куницы. В сб.: Материалы по результатам изучения млекопитающих в заповедниках, изд. Мин. сельск. хоз. СССР, М. : 33—71.
Язан Ю. П. 1959. Бобры в бассейне Верхней Печоры. Тр. Инст. биол. Уральск. фил. АН СССР, 18 : 153—168.
Язан Ю. П. 1961а. Биологические особенности и пути хозяйственного освоения популяции мигрирующих лосей в условиях Печорской тайги. Тр. Печоро-Илычск. гос. запов., 9 114—201.
Язан Ю. П. 1961б. Откуда грозит опасность лосям? Природа, 11 : 69—71.
Banfield A. W. F. 1961. A revision of the reindeer and caribou, genus Rangifer. National Museum of Canada Bull., 177, Biol. ser., 66, Ottawa : 1—137.
Degerbøl M. 1933. Danmarks pattedyr i forti den i sammenlinquing med recente former, I. København (цит. по: Banfield A. W. F. 1961).
Degerbøl M. 1957. The Extinct Reindeer of East Greenland. Compared with Reindeer from of her Arctic Regions. Acta Arctica, 10, København : 1—68.
Duerst J. U. 1926. Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saügern. Handbuch der biologichen Arbeitsmethoden, 7, 2, Berlin—Wien : 9—530.
Krott P. 1959. Der Vielfras (*Gulo gulo* L. 1758). Monogr. d. Wildsäugetiere, 13, Jena : 1—159.
Lavocat R. 1966. Faunes et flores prehistoriques de l'Europe occidentale. Atlas de prehistoire, 3, Paris : 7—478.
Lønø O. 1959. Reinen pa Svalbard. Meddel. Norsk. Palarinstitutt, 83, Oslo : 1—31.
Westerlund O. 1886. Järfven. Vdart Villebraad, under Red. af. Gustaf. Golthoff. Stockholm (цит. по: Смирнов Н. А. 1923—1924).
Wolf B. 1938. Fauna fossilis cavernorum. Pars 82 : 1—192; 1—96.
Wolf B. 1939. Fauna fossilis cavernorum. Pars 89 : 193—240; 97—208.
Wollebaek A. 1926. The Spitsbergen reindeer (*Rangifer tarandus spetsbergensis*). Resulteter av de Norske Statunderstottede Spitsbergen ekspeditioner, 1, 4, Oslo: 1—71.

I. E. Kuzmina

FORMING OF TERIOFAUNA OF THE NORTH URALS DURING THE LATE ANTROPOGEN

SUMMARY

The paper is devoted to studying more than 32000 bone fragments collected in the layers of the cave paleolithic and more late stands of the North Urals, of the basin of the Pechora river. There were found 39 species of beasts, of which 31 species in Paleolith and 29 species in post-paleolithic layers.

It has been found that during the late Pleistocene in the North Urals there existed a «mammoth» complex of beasts, characteristic of an open forest-steppe or forest-tundra landscape. In Holocene it was replaced by a taiga teriocomplex. The causes of this replacement must have been the warming of climate, the increase of the winter precipitation and the distribution of the closed forest landscapes in the Holocene in the place of the forest-steppe and forest-tundra ones of the late Pleistocene. It caused the dying out of the typical Pleistocene beasts: mammoth, cave bear, cave lion, woolly rhinoceros, etc. The ranges of other species which had adapted to the open landscapes (polar fox, ferret, rat hare, reindeer, saiga, musk-ox) reduced in the Holocene epoch.

The mentioned replacement of landscapes in the late Antropogen may be confirmed by the change of the relative population abundance of different species. In Holocene the number of animals of the comparatively open landscapes (wolf, polar fox, reindeer, collared lemming and others) decreased. The relative abundance of the species of the taiga landscape increased (brown bear, Russian sable, glutton, marten, squirrel, beaver, elk).

Morphological adaptations to the changed conditions of living consisted in the increase of the limb length, in the change of the teeth system structure and in the reduction of the body dimensions.

Н. К. Верещагин

ПЕЩЕРНЫЙ ЛЕВ И ЕГО ИСТОРИЯ В ГОЛАРКТИКЕ И В ПРЕДЕЛАХ СССР

Введение 123
О родовой принадлежности пещерного льва 124
Описание и сравнение. Экстерьер 126
Происхождение (филогенез) и родина пещерного льва 146
Геологический возраст местонахождений остатков и время угасания пещерных львов 156
Географическое распространение 159
Обзор местонахождений остатков пещерных львов в СССР 162
Относительная численность остатков в костеносных слоях. Тафономические замечания 169
Некоторые черты экологии. Ландшафты и места обитания 173
Причины массовой гибели и вымирания 175
Пещерный лев в искусстве и быте палеолитических племен 176
Выводы 180
Промеры черепов и костей 182
Литература 195

ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые остатки какой-то гигантской кошки, похожей на льва, из пещерных отложений Западной Европы привлекли внимание ученых палеонтологов уже более 150 лет тому назад. Позднее были сделаны десятки и сотни новых находок фрагментов костей, черепов и целых скелетов этих кошек на огромных пространствах Евразии и Северной Америки. Между тем в представлениях биологов вид льва на фоне зимних ландшафтов Северной Европы и Сибири был столь же непонятен и сказочен, как вид слона в тундре или белого медведя в африканских саваннах. Однако постепенно выяснилось, что загадочный зверь — пещерный лев — был обычным и индикаторным членом мамонтовой фауны и самым сильным хищником северного полушария на протяжении всего плейстоцена. Оказалось, что он уже вдохновлял воображение и мастерство наших далеких предков — первобытных охотников каменного века, которые оставили нам на память не только разбитые и обглоданные кости этого кота, но и его великолепные изображения в плоском рисунке и в скульптуре.

Сравнительные морфологические очерки по черепам и скелетам пещерных львов немногочисленны. Частных заметок о находках костных фрагментов этого зверя больше. Они встречаются в описаниях различных палеонтологических и археологических местонахождений, памятников, раскопок. Совершенно нет очерков палеоэкологии и биологии вида.

Для данного очерка были использованы все доступные материалы отечественных музеев и личных находок, а также материалы некоторых музеев Чехословакии. Интересные сведения и материалы сообщили и показали мне Рудольф Мусил (Брно), К. А. Татаринов (Львов), А. И. Давид (Кишинев), И. Г. Пидопличко (Киев), Е. И. Беляева, Б. А. Трофимов, З. А. Вангенгейм и В. А. Шер (Москва), А. К. Векуа (Тбилиси); Б. С. Русанов (Якутск) передал свои ценные сборы из Якутии. Автор весьма признателен им за содружество.

О РОДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ПЕЩЕРНОГО ЛЬВА

Как и домашняя кошка, пещерный лев был описан под родовым именем *Felis*. Произошло это потому, что еще со времен Линнея житейское представление о едином генерализованном типе конституции и экстерьера всех диких кошек планеты преобладало у большинства натуралистов и зоологов. В сочинениях компиляторов все 37 видов кошек мира и до сих пор нередко попадают в один упомянутый род. Между тем специалистам были давно ясны глубокие морфологические и биологические различия между естественными группировками видов кошек, заслуживающими четкого таксономического подразделения. Что касается крупных видов, то уже Фриш (Frisch, 1775) считал льва и тигра принадлежащими к особым родам *Leo* и *Tigris*, а Окен (Oken, 1816) подтвердил это. В особый род *Jaguarius* выделил ягуара Северцов (Severtzov, 1857).

Пококк (Pocock, 1917) и Хальтенорт (Haltenorth, 1936) определили всех крупных кошек мира в род пантер — *Panthera* и подсемейство *Pantherinae* главным образом на основе более или менее свободной соединительнотканной подвески гортани. Такое подразделение казалось наиболее приемлемым, и современные териологи-систематики пользуются им охотно, помещая прежние родовые (подродовые) имена рядом в скобках. В связи с явной близостью пещерного льва к родам *Leo* и *Tigris*, что уже давно и неоднократно разъясняли европейские авторы, он естественно попал теперь в род *Panthera*, а на основе преобладания признаков льва может именоваться как *Panthera* (*Leo*) и рассматриваться как член подрода *Leo*. Подродовая значимость признаков льва по сравнению с признаками подродов *Tigris*, *Pardus*, *Uncia*, *Jaguarius*, *Puma*, *Neofelis* обоснована оригинальным экстерьером зверя с его тяжелой головой и легким задом, своеобразной двуцветной-трехцветной окраской без резких пятен и полос, наличием гривы и кисти хвоста, особым кариотипом и многими чертами биологии и этологии, отличающими его от других крупных кошек. Из поведенческих особенностей отметим склонность к образованию содружественных групп «прайдов» до 10—12 особей для совместной охоты на копытных, чего, по-видимому, не бывает у других видов кошек. На этом родовые кочевания плейстоценового кота могли бы и закончиться, но в палеонтологических материалах по Украине он попал в род *Macrofelis* (nomen nudum!) (Пидопличко, 1956), а Симпсон (Simpson, 1941) определил американского пещерного льва в северцовский род (подрод) *Jaguarius*, именуя его *Panthera* (*Jaguarius*) *atrox* Leidy. Значительное сходство черепа американского плейстоценового льва с ягуаровым было подмечено еще Фрейденбергом (Freudenberg, 1910) и подтверждено Мерриэмом и Стоком (Merriam a. Stock, 1932).

Тем не менее целесообразность отнесения пещерных львов Евразии, а также и Северной Америки к подроду *Jaguarius* вовсе не обоснована.

Стремление сблизить ископаемый род и вид с местным, североамериканским ныне живущим зверем объясняется в данном случае слабостью представлений о путях и этапах формирования плейстоценовой фауны Голарктики.

На самом деле черепные отличия между ягуаром и пещерным львом, в том числе и американским, значительно бо́льшие, нежели отличия последнего от тигра и льва. Череп ягуара хорошо отличают от черепа пещерного льва: сильно выпуклый профиль в заглазничной области, относительно узкая, круто спадающая на стороны лицевая часть и переносица, небольшое носовое отверстие, узкое нёбо с малым расстоянием между большими нёбными отверстиями, узкое отверстие хоан с двухарочной вырезкой нёба, сильно выпуклые и крупные слуховые капсулы, сильно спущенный назад затылок, далеко откинутый назад, за мыщелки, затылочный бугор — opisthocranion. Значительны и отличия в зубах — относительно слабые клыки, очертания P^4 тигрового типа, т. е. со спрямленной щечной линией коронки. В нижней челюсти отличий меньше; в частности, отверстие нижнечелюстного канала — foramen mandibulare — зияющее, далеко отстоящее от суставного блока, как у льва. Имеется сходство и в строении коронки M_1, лингвальный край которой несколько выпукл посередине. Однако отсутствие метаконида и не выраженный талонид свидетельствуют о большей специализации этого зуба у современного ягуара и о сходстве его с тигровым. Сравнительный график относительных величин и, следовательно, пропорций черепов пещерного льва и современных льва, тигра и ягуара по отношению к модельному черепу рыси (Верещагин, 1957) наглядно иллюстрирует сказанное (рис. 4).

Признавая большую генетическую близость американского «ужасного льва» — «*Felis atrox* Leidy» — с пещерным львом Евразии (об этом см. далее), я отношу их обоих к подроду *Leo*, именуя далее как *Panthera* (*Leo*).

Пещерные львы Евразии

Panthera (Leo) spelaea Goldfuss, 1810. — **Пещерный лев, плейстоценовый лев, тигролев.**

Felis spelaea Goldfuss, Die Umgebung von Muggendorf, 1810 : 277, pl. 1 (terra typica— карст В. Франконии); Nova Acta Phisico-Medica Acad. Caes. Leopol. Carol. nat. Curios, 10, 2, 1821 : 489, pl. XLV; De Blain-Ville, Osteographie, II, 1839—1864 : 22; Dawkins and Sanford, British. Pleistoc. Mammalia. Felidae. Paleontol. Soc., 1, 1866—1872 : 161; Filhol, Description des ossements de *Felis spelaea* decouvert dans la caverne de Lherm., Paris, 1871 116; Boule, Ann. de Paleontologie, I, 1906 : 7; Павлова, Зап. Новоросс. общ. естествоисп., 32, 1908; 43; Громова, Тр. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 11, Л., 1932 : 75; Богачев. Картины первобытной природы Апшерона (Бинагады), Азерб. фил. АН СССР, 1940 : 30; Громов, Тр. Инст. геол. наук, 64, геол. сер., 17, 1948 : 202 и др.; Верещагин, Тр. Ест.-ист. музея АН Азерб. ССР, 4, 1951 : 76. — *Felis Edwardsiana* Bourguignat, Note complementaire, Mollusques et Mammifères découverts dans une caverne près de Vence, 1866 : 7.— *Felis tigris*, Черский, Приложение к т. XV Зап. имп. АН, СПб., 1891 76. — *Felis leo* Woldřich (part.), in: Brandt u. Woldřich, Mem. L'Acad. Imp. Sci. St. Petersb., VII ser., 35, 10 : 1—162. *Felis tigiris* Woldřich (part.), ibidem. — *Felis leo* var. *spelaea*, Рябинин, Тр. Геол. ком., в. 168, 1919 : 11; Громов, Тр. Инст. геол. наук, 64, геол. сер., 17, 1948 : 74 и др. — *Leo spelaeus* Bourguignat (part.). — *Tigris Europaea* Bourguignat (part.), Histoire des Felidae fossilis constatée en France dans les dépots de la période quaternaire, Paris, J. Tremblay, 1879 : 19. — *Macrofelis spelaea, M. leo*, Пидопличко, Матер. до вивчення минулих фаун УРСР, 2, 1956 : 181, табл. I—IV. — *Panthera spelaea*, Верещагин, Млекопитающие Кавказа, 1959 : 270.

Национальные названия: пещерный лев, плейстоценовый лев, тигролев (русское); Cave lion (английское); Chat de caverne (французское); Höhlen löwe (немецкое); Lew jaskiniowy (польское); Janishi lev (чешское).

Известны только костные остатки: полные скелеты и их фрагменты, черепа, изолированные зубы. Имеются также плоские и скульптурные изображения, выполненные мастерами каменного века в Испании, Франции, Чехословакии и в СССР.

Исследованный материал по СССР: 13 осевых черепов и их фрагментов; 20 нижних челюстей и их фрагментов; более 100 разрозненных трубчатых и иных костей из разных мест. В Моравском музее в Брно (Чехословакия) осмотрен один полный скелет самки.

Пещерные львы Северной Америки

Panthera (Leo) atrox Leidy, 1853. — **Американский пещерный лев, плейстоценовый лев, ужасный лев.**

Felis atrox Leidy, Trans. Amer. Phil. Soc., 10, 1853 : 319—321; Merriam, Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol., 8, 1915 : 377—384.; Merriam a. Stock, Publ. Carnegie Inst. of Washington, 1932 : 3—231. — *Felis imperialis* Leidy, Rep. Unit. St. Geol. Sur., vol. 1, 1873 : 228—229. — *Panthera (Jaguarius) atrox* Simpson, Amer. Mus. Novitates, 1136, 1941 : 1—27.

Национальные названия: Pleistocene large cat (английское).

Известны только костные остатки: полные скелеты, черепа, их фрагменты.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ. ЭКСТЕРЬЕР

Судя по рисункам и скульптурам эпохи каменного века, по собранным целым скелетам и отдельным черепам, пещерный лев был похож на современных львиц Африки и Азии и отчасти на дальневосточных — приамурских — тигров. В его облике и телосложении были характерны: крупная голова с прямым или несколько выпуклым профилем, с небольшими округлыми ушами и заметными баками, плотное туловище на мощных ногах и длинный хвост без кисти на конце. По типу конституции пещерные львы приближались к тиграм, в частности подкожная клетчатка была развита сильнее, чем у львов, и брюхо слегка отвисало, как у тигров.

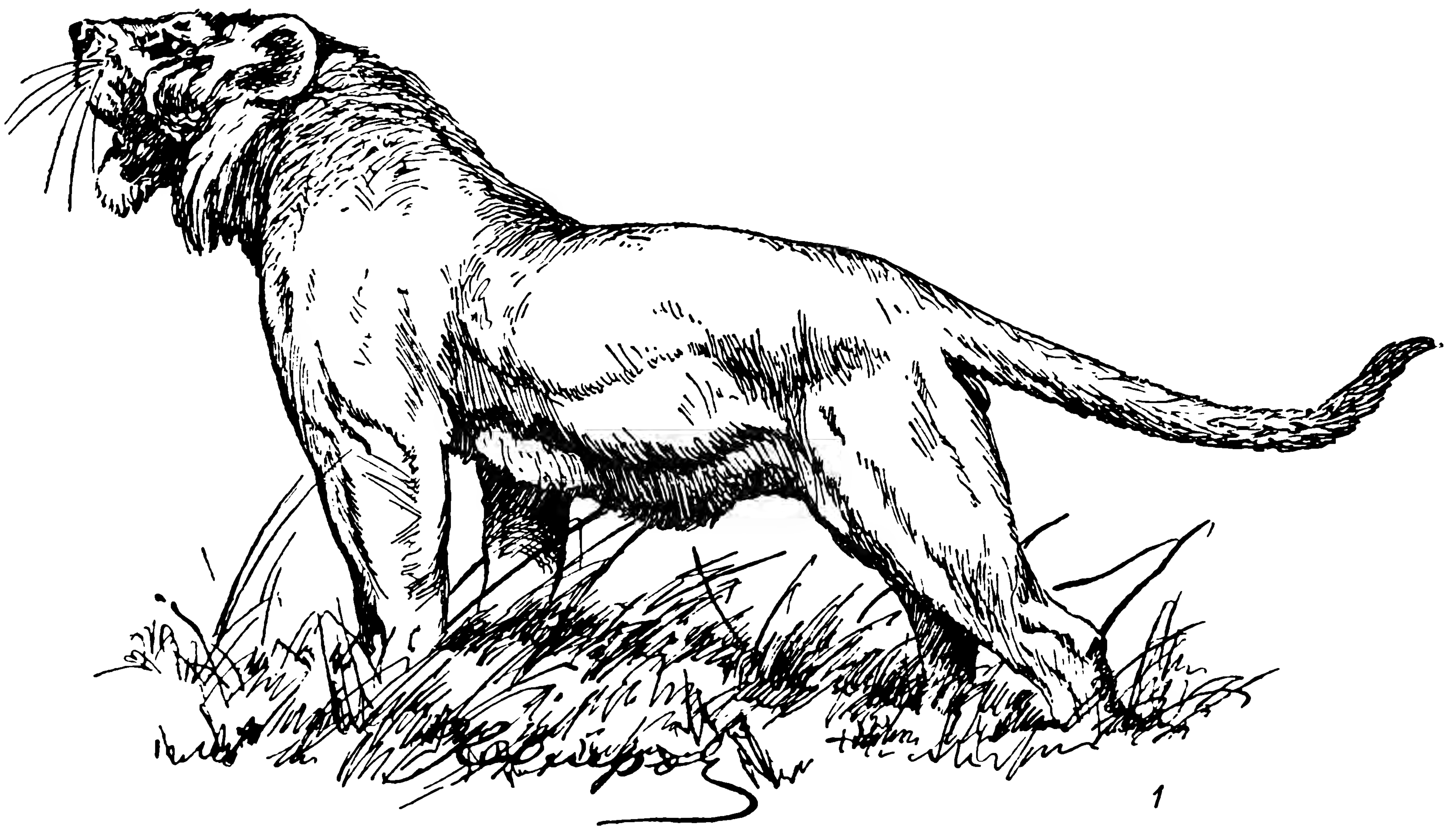
Меховой покров в зимнее время был пышен, с наибольшей высотой на загривке и шее, а также на брюхе — как у уссурийских тигров или у рыси. Наличие гривы и выраженной кисти хвоста, похожих на львиные, более чем сомнительно. Окраска пещерных львов была более или менее одноцветной, песчано-серой и пепельно-серой сверху и светлой снизу. На боках и коленях имелись слабо заметные ряды темных пятен — поперечных полос, подобно тому как это бывает иногда у львов. Грудь, брюхо, пахи и внутренние поверхности лап были светлого, молочно-белого или кремового тона.[1]

Индекс формата был около 80%, животное выглядело относительно высоконогим. По абсолютным размерам пещерный лев несколько превосходил в среднем современных львов и тигров, достигая 250—300 кг веса, а иногда и более — до 350 кг. Реконструкцию внешнего вида даем в изображении русских и американских художников (рис. 1).

Череп

Черепа голарктических пещерных львов были в среднем несколько крупнее черепов современных львов и тигров. Основная длина евразийских экземпляров — 300.2 мм (248—335 мм по 13 данным); ширина в скулах — 235.7 мм (185—281 мм) по 16 данным. У американских соответственно: основная длина — 331.6 (269—404.7); ширина в скулах — 250.3 (203—304.3) по 18 и 15 данным. Индекс формата черепа был равен в среднем 75.2%, т. е. по сравнению с львами и тиграми череп был удлинен,

[1] Это описание топографии и цвета волосяного покрова основано на аналогиях с эволюцией меха и расцветок кошек тропиков и северных широт.







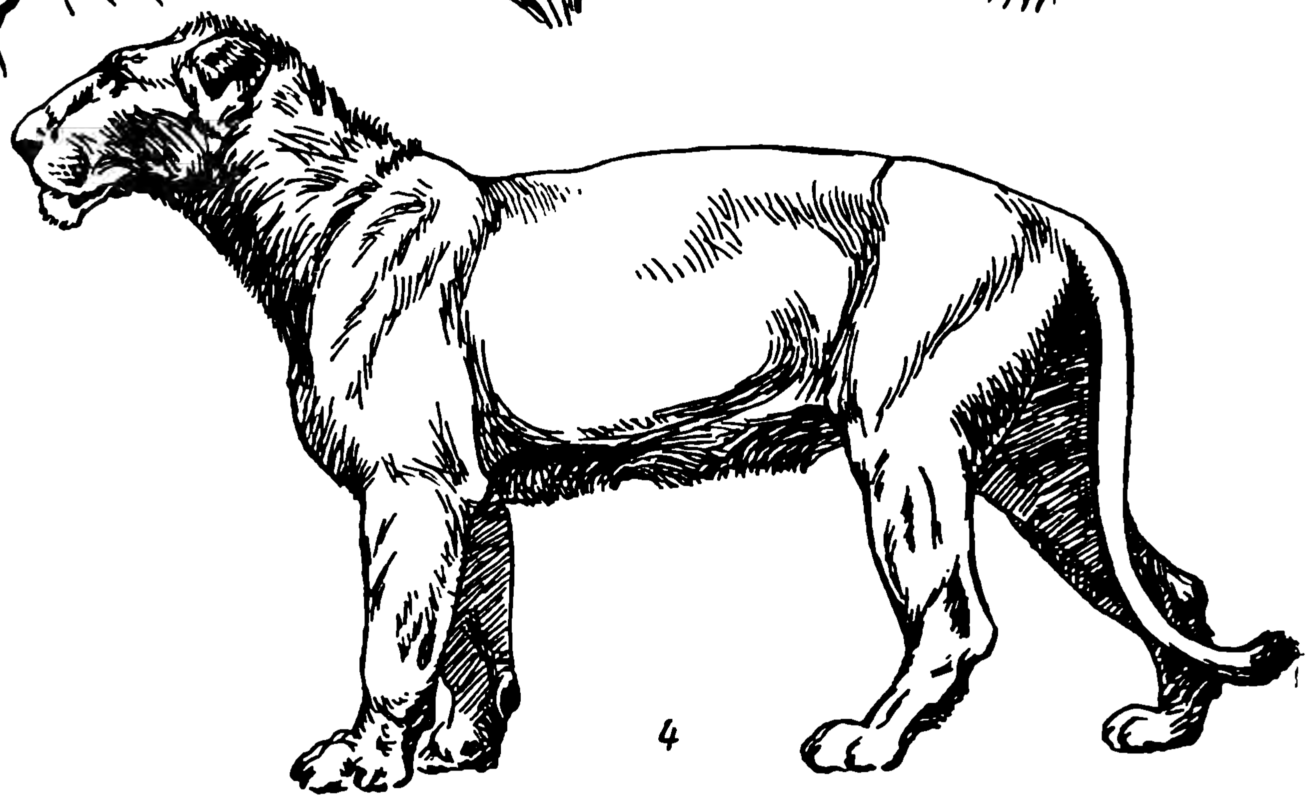


Рис. 1. Реконструкция внешнего вида.

1 — пещерный лев (рис. К. К. Флерова); *2—4* — пещерный лев Северной Америки (по зарисовкам Найта из: Merriam a. Stock, 1932).

относительно узок. Верхние зубные ряды были поставлены под углом 36—37°, а скуловые дуги — под углом 42—46° друг к другу (рис. 2[1]—4).

На нашем графике (рис. 5) и по табл. № 1 отчетливо видно, что при общем большом сходстве с львиными и тигровыми черепа пещерных львов имели несколько укороченные зубные ряды, удлиненные твердое нёбо и нижнюю челюсть, бóльшую ширину в клыках и глазницах. Хищ-

Таблица 1

Абсолютные и относительные (к черепам рыси) размеры черепов пещерных львов

Промеры	Палеарктический пещерный лев		Американский пещерный лев	
	средние / пределы (в мм)	относительные (в %)	средние / пределы (в мм)	относительные (в %)
	n = 22		n = 18	
Длина				
основная	300.2 / 248—335	244.4	331.6 / 269—404	270.0
верхнего зубного ряда	109.8 / 97—125	225.4	118.6 / 101.2—139.4	243.5
передне-заднего диаметра P^4 по коронке	37.7 / 34.4—48.0	197.8	39.4 / 35—45	207.3
твердого нёба	153.6 / 128—180	260.3	168.9 / 161—185	286.2
нижней челюсти	231.4 / 185—281	231.6	256.1 / 206.0—309.5	256.3
нижнего зубного ряда	120.0 / 104—140	213.8	137.1 / 116.4—156.7	244.4
передне-заднего диаметра M^1 по коронке	27.8 / 23.7—31.4	178.2	29.6 / 26.9—33.9	190.0
слуховой капсулы	44.8 / 23—55	178.5	44.0 / 35.6—46.0	175.3
Ширина				
слуховой капсулы	27.0 / 19—35	174.2	26.8 / 21.1—35.9	172.9
в клыках	100.2 / 80—115	265.0	115.9 / 98.3—141.4	306.6
в P^4	139.3 / 111.0—177.8	229.4	172.2 / 163.6—186.8	283.6
в глазницах	72.8 / 58—93	219.2	86.2 / 68.8—106.6	259.0
в скулах	235.7 / 185—265	231.7	250.3 / 203—304	245.3
между краями слуховых отверстий	94.3 / 78—115	172.0	96.5 / 87—105	176.1
хоан	38.1 / 35—45	209.3	37.0 / 35—43	203.3

[1] Схема промеров черепов кошек функционально обоснована в нашей работе (Верещагин, 1967).

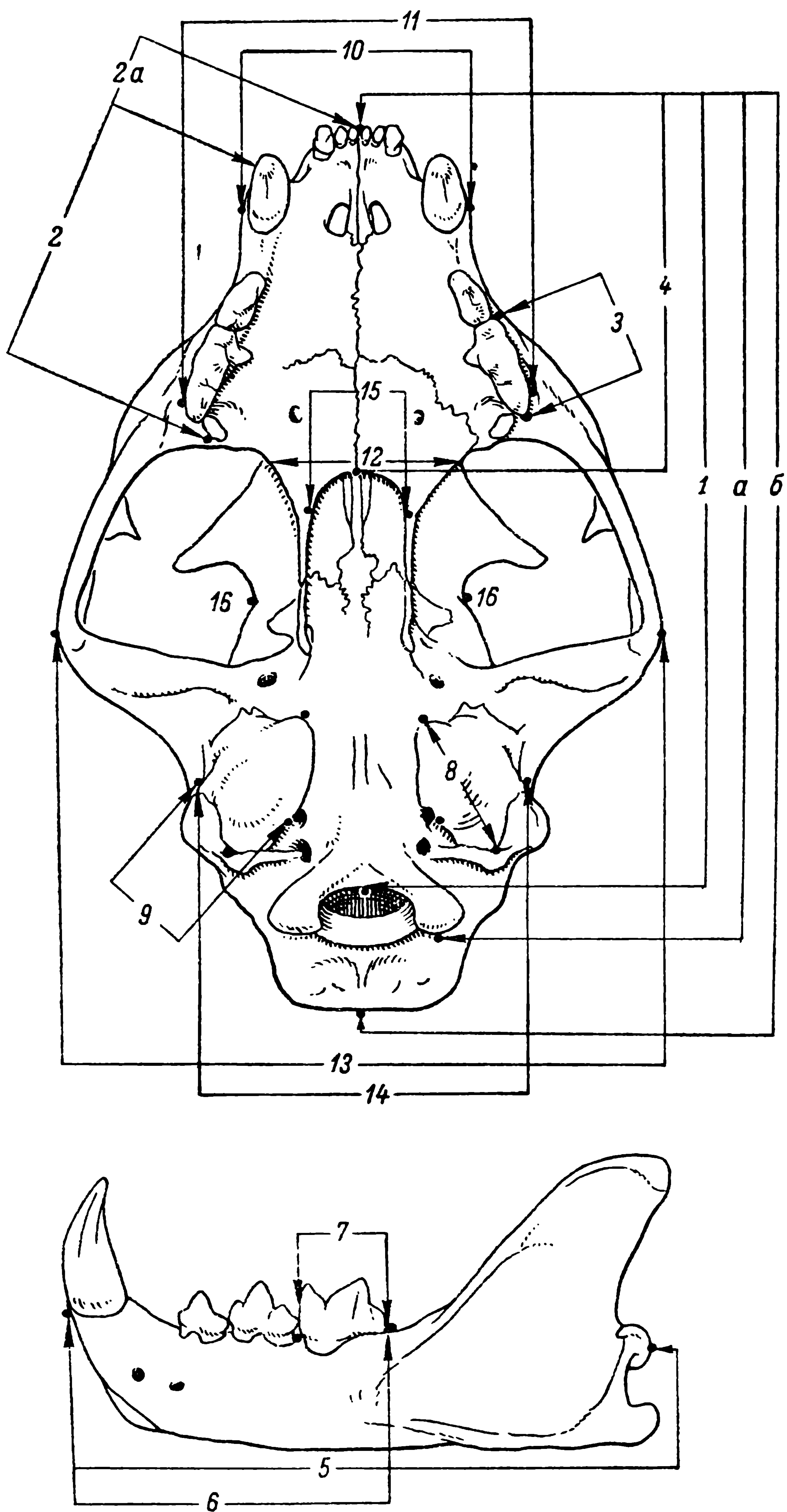


Рис. 2. Схема промеров черепов кошек.

ничеcкие зубы были несколько крупнее, а слуховые капсулы относительно меньше львиных и тигровых. Уже перечисленные признаки свидетельствуют о том, что плейстоценовый лев достигал большей и при этом особой специализации в кошачьем типе, нежели современные львы и тигры.

Профиль лицевой и мозговой части черепов пещерных львов значительно варьировал. Имелись спрямленные профили — как у современного льва, и выпуклые — весьма сходные с тигровыми (рис. 6). Носовые кости формировались широкие, продольно несколько выпуклые, больше похожие на львиные, чем на тигровые. Аборальные концы носовых костей — nasion — располагались обычно на 4—8 мм оральнее концов лобных отростков верхнечелюстных костей, т. е. как у льва (рис. 7). Лоб у полувзрослых и взрослых особей был уплощен, у пожилых и старых — продольно вогнут.

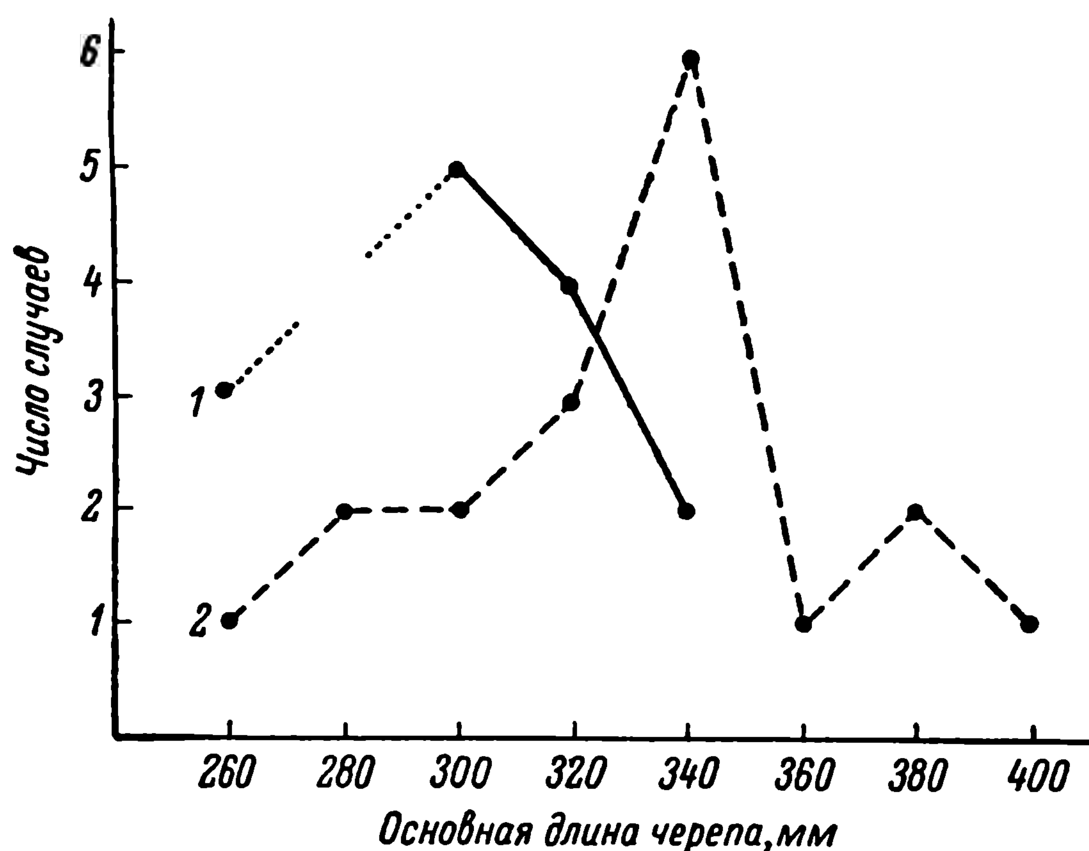


Рис. 3. Вариации основной длины черепа. 1 — Евразия, 2 — Америка.

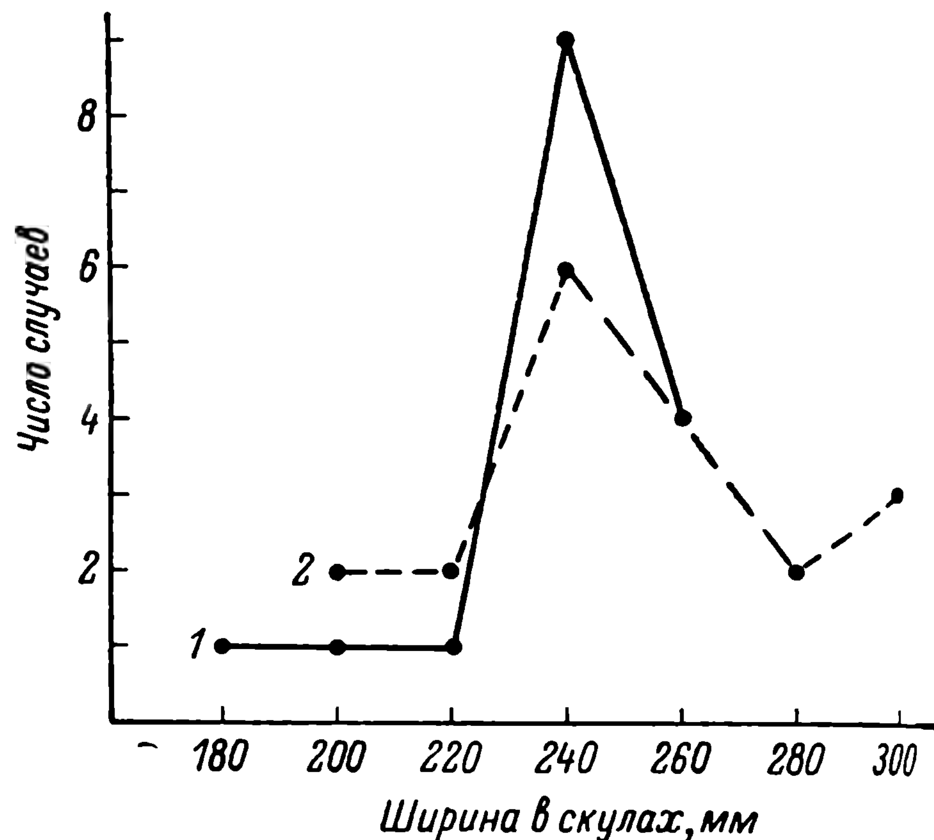


Рис. 4. Вариации ширины в скулах. 1 — Евразия, 2 — Америка.

Подглазничные отверстия крупные, вертикально-овальные (10×18 мм). Орбита большая (до 60×80 мм), обратно-яйцевидная, широко открытая сзади. Надглазничные отростки были короткие, варьировали по форме, как это наблюдается у тигров и львов. Преобладал, по-видимому, притупленный львиный тип (рис. 8). Кроме того, концы отростков были плоскими, не загибались вниз, как у тигров.

Височное сужение было большей частью удлиненное — как у тигра, но слабо выпукло по бокам — как у льва. Его длина составляла от 88 до 180% наименьшей ширины, в то время как у тигра от 70 до 130% и у льва от 60 до 92% (рис. 9). Сагиттальный и затылочные гребни у пожилых и старых особей были хорошо выражены, но, пожалуй, не столь резко, как у современных старых тигров и львов. На продольных распилах черепов льва, тигра и пещерного льва (рис. 10, 11) отчетливо видно, что выпуклый лицевой профиль черепа тигрового типа создается за счет сильного развития лобных пазух, которые не выражены у африканского льва и слабо выражены у пещерного (рис. 11). Калифорнийский образец — череп ужасного льва с полным развитием сагиттального гребня — оказался с очень выпуклым профилем в области надглазничных отростков и индивидуально крупными лобными пазухами. Однако львиный характер профиля морды в области носовых костей остался сохраненным.

Длина лицевой части черепа, измеренная от prostion до надглазничных отростков, превосходила таковую и у львов, и у тигров. В среднем на нашем материале она составляла по отношению к общей длине черепа:

у пещерного льва — 44.3, у тигра — 32.9, у львов — 29.5%. Затылочная область у пещерных львов никогда не бывала столь сильно «спущена» назад, как у тигров или ягуаров, и затылочный бугор — opisthocranion проецировался на уровне края затылочных мыщелков или заходил не более 20—25 мм за линию такого отвеса.

Такое очертание профиля было характерно как для евразийских, так и для североамериканских экземпляров и обусловливалось большим (пологим) углом между лицевой и мозговой осями черепа.

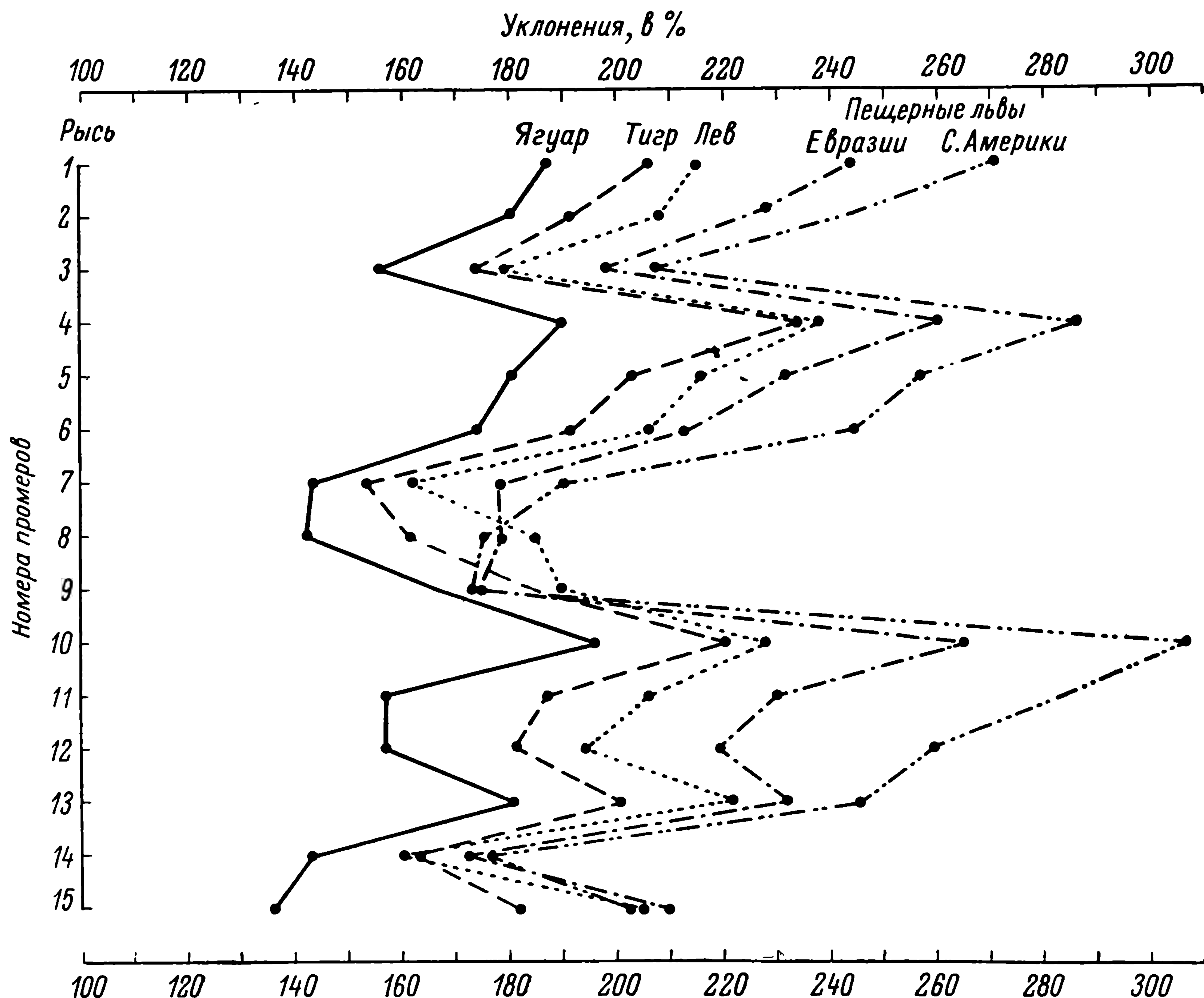


Рис. 5. Уклонения средних величин промеров черепов крупных кошек от таких же промеров черепов рыси.

Длина: *1* — основная, *2* — верхнего зубного ряда, *3* — P^4 по коронке, *4* — твердого нёба, *5* — нижней челюсти, *6* — нижнего зубного ряда, *7* — M_1 по коронке, *8* — слуховой капсулы; ширина: *9* — слуховой капсулы, *10* — в клыках, *11* — в P^4, *12* — в глазницах, *13* — в скулах, *14* — между краями слуховых отверстий, *15* — хоан.

Зубная система. Зубная формула пещерных львов была: $i\frac{3}{3}c\frac{1}{1}p\frac{2-3}{2}m\frac{1}{1}$. Зубы верхней челюсти были сходны с львиными, а иногда превышали массивностью львиные и тигровые. Зацепы и средние резцы в два раза меньше окрайков. Крупные и массивные клыки имели овальное сечение и были сдавлены с боков. Эмалевый чехол верхнего клыка достигал высоты 50 мм и нес две продольных бороздки на внутренней (медиальной) уплощенной поверхности. Обе поверхности разделялись притупленной фронтальной гранью и острым лезвием задней грани. Общая длина

верхнего клыка достигала 110—115 мм при передне-заднем диаметре на уровне альвеолы 28—32 мм. Второй верхний предкоренной (P^2) был мал, нес один конус и иногда отсутствовал. Верхний хищнический зуб (P^4) был посажен всегда на линии остальных коренных и варьировал по форме. Его дейтерокон то резко выступал в плане под прямым углом к продольной оси коронки, то был отогнут несколько вперед, то давал в плане лишь значительное уширение оральной части коронки мягких очертаний (рис. 12). Щечная линия этого зуба была выпукла в плане, как у льва, реже спрямлена, как у тигра. Небольшой коренной (M^1) имелся, по-видимому, всегда, как и у современных львов, в то время как у современных тигров он отсутствует в 16% случаев. Кроме того, он имел еще обычно два хорошо выраженных корня, а не один, как у современных кошек.

Клыки нижней челюсти были несколько короче и слабее верхних, их эмалевые конусы достигали длины 40—45 мм при передне-заднем диаметре на уровне альвеол 28—30 мм. Отогнутость их вершины назад была большей, нежели у верхних. Наружная поверхность клыка несла одну продольную бороздку, внутренняя была вдвое уже, нежели на верхнем клыке, и без бороздок. Режущая грань клыка укреплялась иногда зубчиками, как у махайрода. Предкоренные (P_3, P_4) и хищнический (M_1) располагались кулисно, т. е. под пологими углами к линии челюсти и заходили друг за друга, причем P_4 за M_1 на 10% длины коронки последнего. Третий предкоренной (P_3) был двуконусный, четвертый (P_4) — трехконусный, с высоким параконидом, с двумя мощными корнями и с мягко расширенной аборальной половиной. Переднее лезвие параконида расположено по оси зуба, медиально, а не сдвинуто лабиально, как у тигра. У тигров эта грань, кроме того, более мощна и остра. Коренной (M_1) был с очень массивной коронкой и с значительно отклоненными аборально параконидом и протоконидом. Метаконид был почти редуцирован, но все же заметнее, чем у тигров, а талонид слабо выдавался в виде уступа (рис. 13, табл. 2).

Таблица 2

Степень расхождения конусов параконида и протоконида у M_1 третичных, плейстоценовых и современных кошек

Промеры (в мм) и индексы	*Aelurogale*, эоцен Монголии	*Pseudaelurus*, миоцен Европы	*Panthera (Leo) spelaea*, плейстоцен, n = 10	*Panthera (Leo) leo* современные, n = 10	*Panthera (Tigris) tigris*	
					плейстоцен, n = 10	современные, n = 10
1. Длина по коронке	17.0	13.3	27.8 / 26—31	25.0 / 23—29	26.5 / 23—29	23.5 / 22—26
2. Расстояние между остриями прото- и параконида	8.8	7.2	20.1 / 18—22	19.4 / 19—20	18.8 / 18—20	17.7 / 15—19
Индекс прямизны* 2 : 1×100	51.8	53.1	72.3	77.6	70.9	75.3

* Приведены индексы средних величин.

Еще Фрейденберг (Freudenberg, 1914) попытался использовать общую тенденцию специализации хищнических зубов в филуме кошачьих для различения пещерных львов, львов и тигров. Она заключается в «распускании» или расхождении конусов параконида и протоконида, спрямлении и параллелизации их наружных граней, в редукции метаконида и талонида. В связи с расхождением конусов удлиняются внутренние лез-

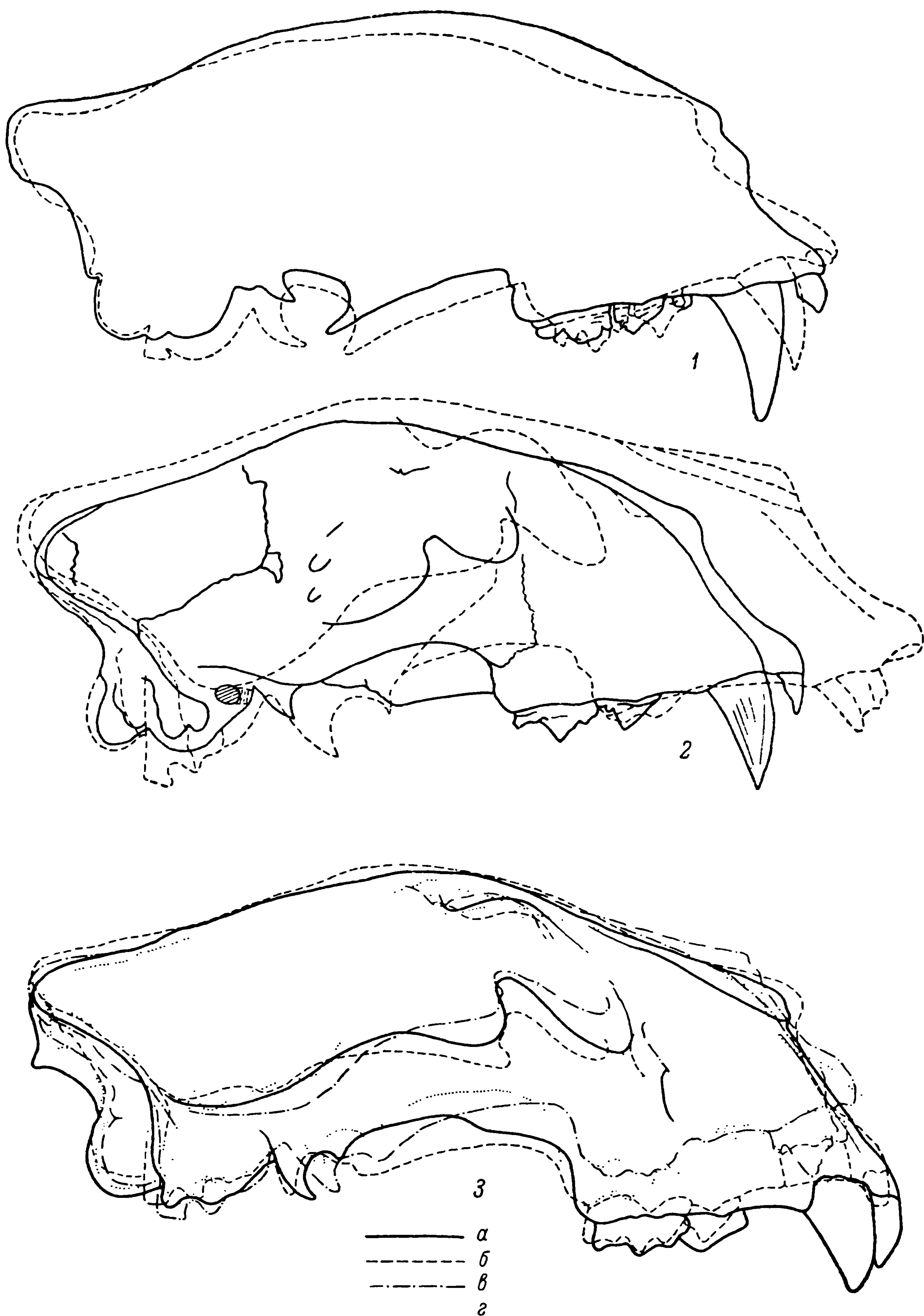


Рис. 6. Профили черепов крупных кошек.

1: *а* — тигр, *б* — лев; *2*, *3* — пещерный лев; *2*: *а* — Кавказ, Бинагады, *б* — Урал, р. Иса (по Верещагину, 1950); *3*: *а* — Калифорния, Ранчо Ла Бреа, *б* — Европа, пещера Венеция, *в* — р. Иса, *г* — плейстоцен Англии (по: Merriam a. Stock, 1932).

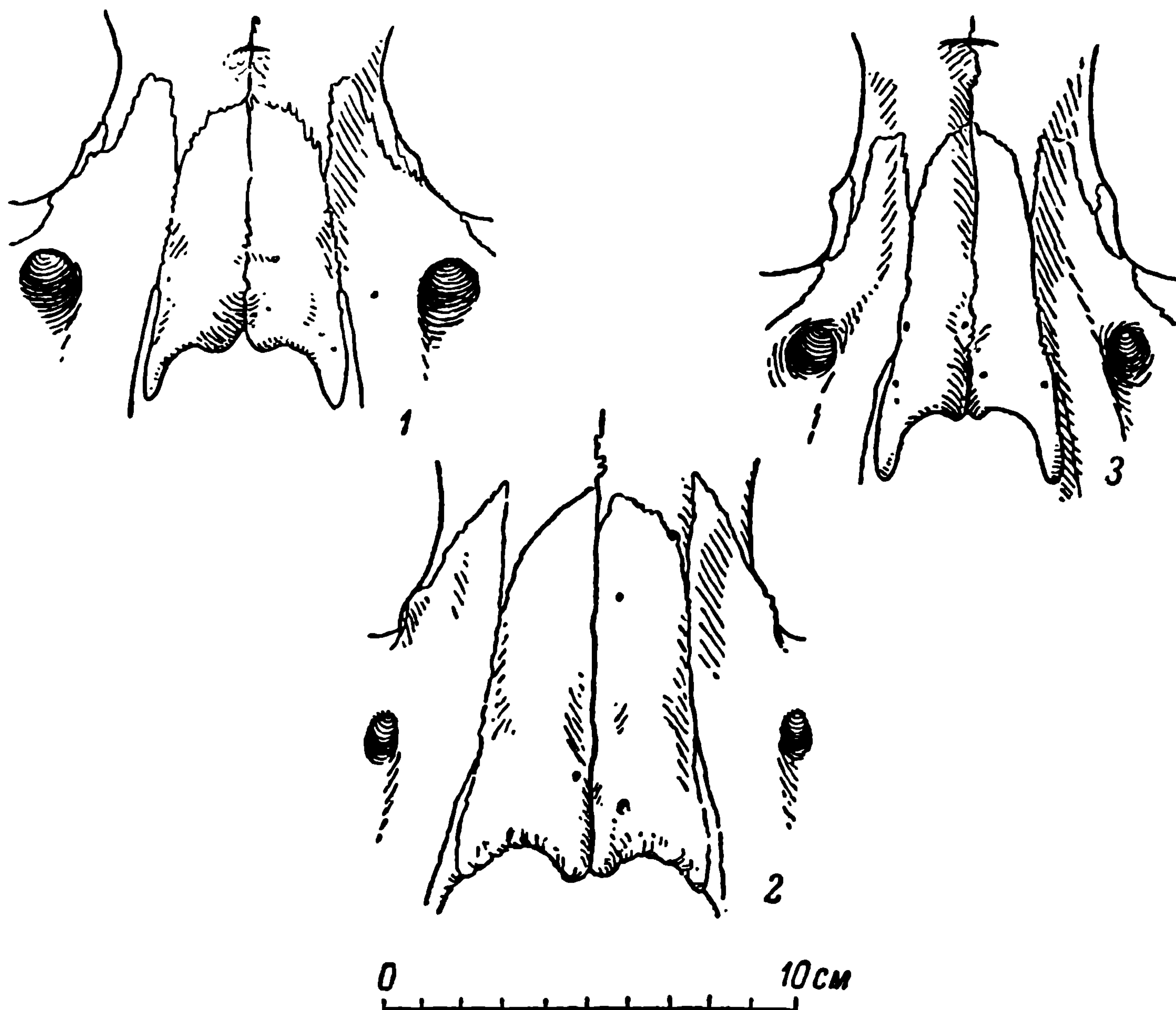


Рис. 7. Форма и положение носовых костей у льва (*1*, № 5725 ЗИН), пещерного льва (*2*, Урал, р. Иса), тигра (*3*, № 26580 ЗИН).

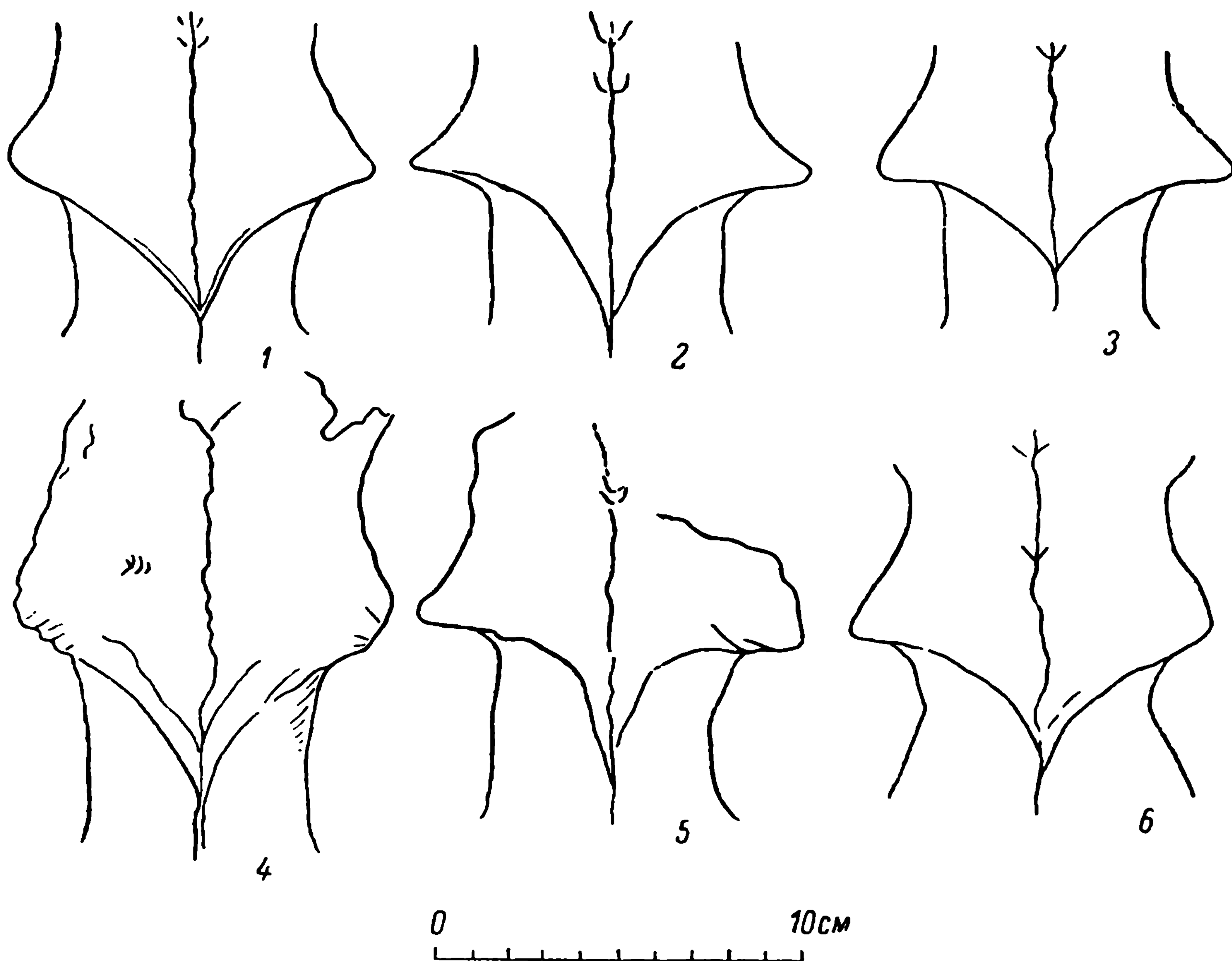


Рис. 8. Форма надглазничных отростков у крупных кошек.

	Тигры	Львы	Пещерные львы
1	76%	64%	*4* — Волга, № 4219 ЗИН
2	6	9	*5* — о. Б. Ляховский, № 15572 ЗИН
3	18	27	*6* — Якутия, р. Оленёк, № 26398 ЗИН

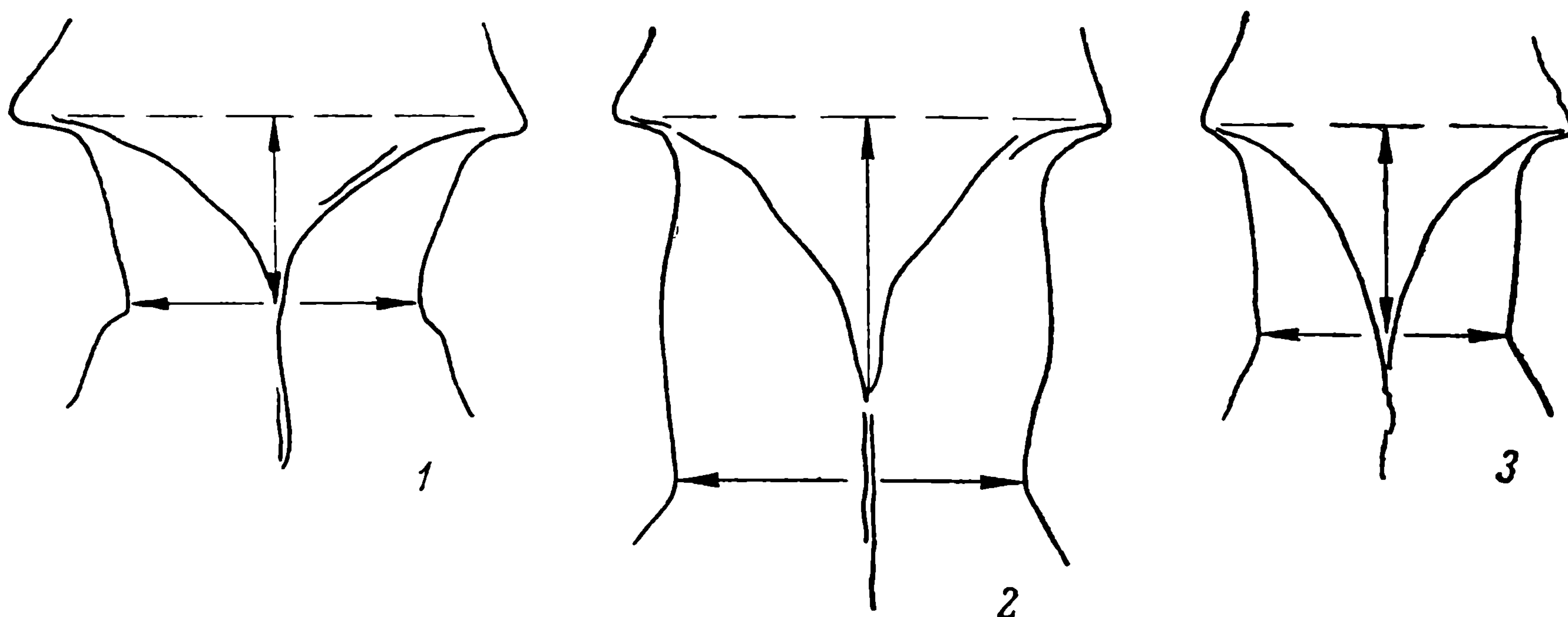


Рис. 9. Форма и длина височного перехвата у взрослых особей кошек.
1 — лев, № 1725 ЗИН; *2* — пещерный лев, Урал, р. Иса; *3* — амурский тигр, № 1467 ЗИН.

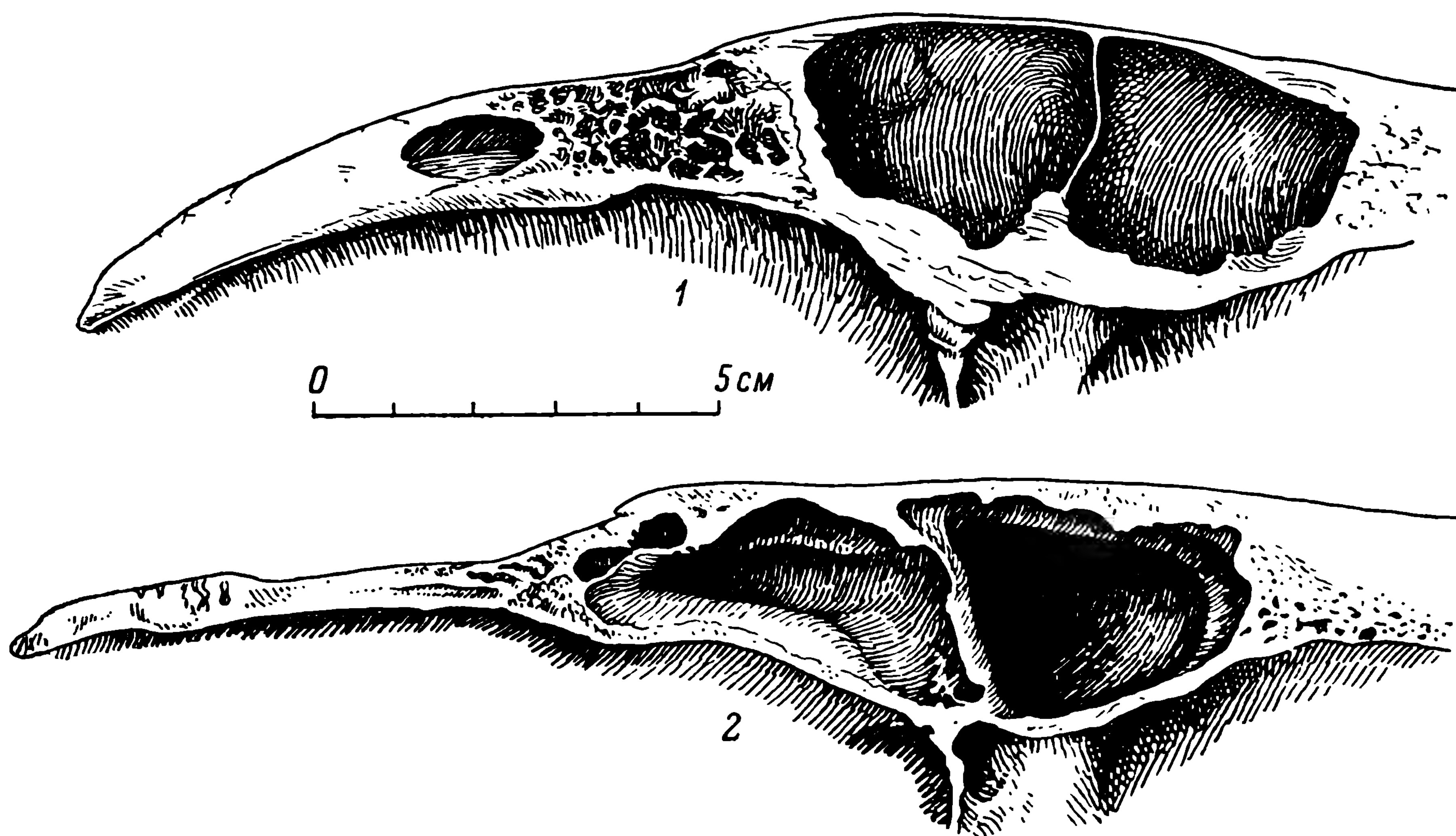


Рис. 10. Форма и развитие лобных пазух
1 — тигр, *2* — лев.

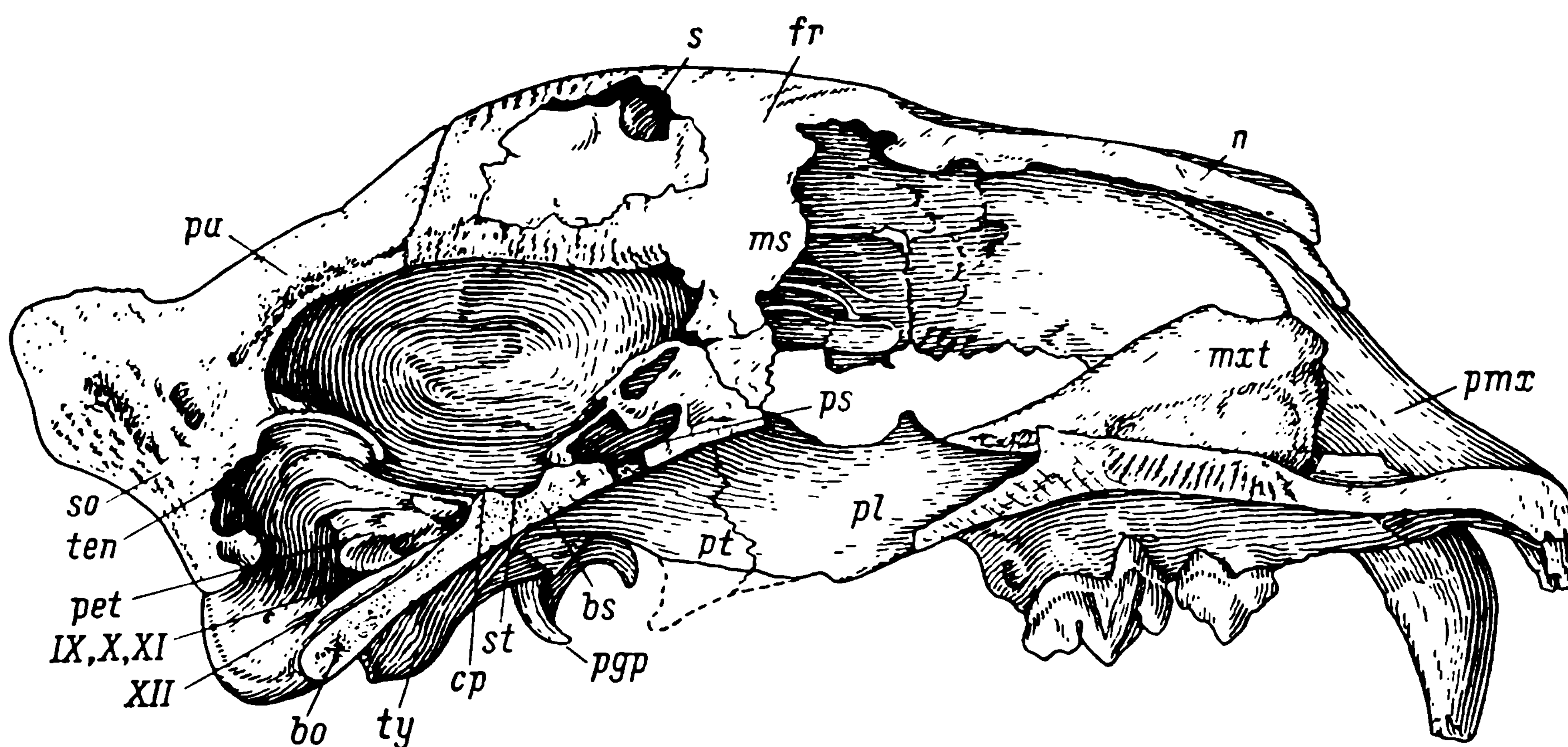


Рис. 11. Продольный распил черепа американского пещерного льва (по: Merriam a. Stock, 1932).

вия параконида и протоконида. Их режущий эффект увеличивается за счет потери такой функции передней гранью параконида.

Мною была получена следующая картина строения M_1 у больших кошек по коллекциям ЗИН (табл. 2, рис. 13).

Как оказалось, пещерные львы, обладая крупными зубами, уже достигали по индексу выпрямления конусов M_1 степени специализации бóльшей, нежели плейстоценовые тигры. Наиболее прогрессивными и прямыми стали зубы современных львов.

Попутно полезно указать и на весьма быстрый темп эволюции зубов тигров с позднего плейстоцена до современности.

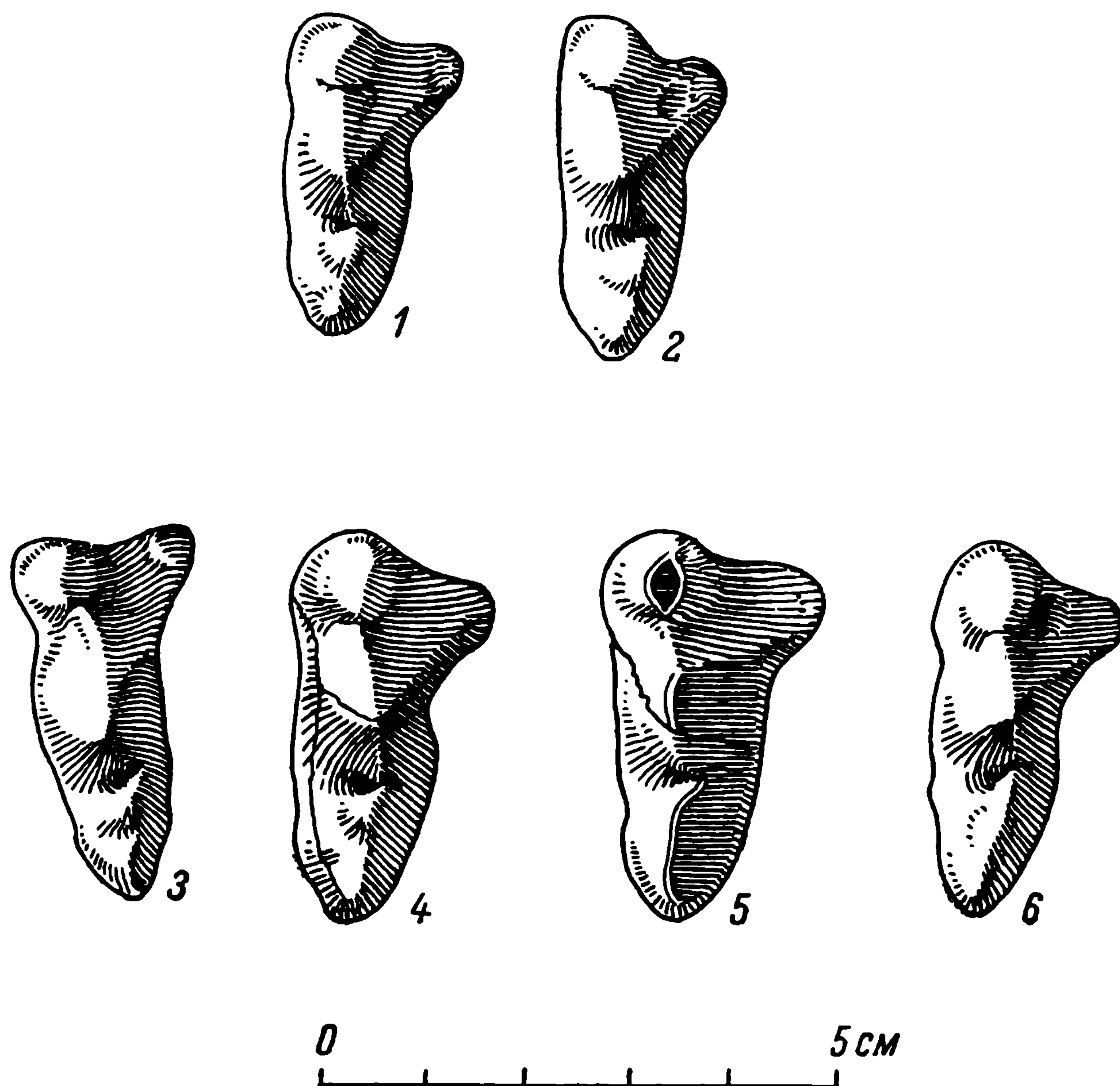


Рис. 12. Очертания коронок P^4.

1 — африканский лев, № 1725 ЗИН; *2* — тигр, № 1467 ЗИН; пещерные львы из стоянок: *3* — Кирилловская, *4* — Костенки IV, *5* — Бинагады, *6* — Мохохо (Якутия).

Хорошим отличием M_1 пещерных львов от тигровых было присутствие небольшой выпуклости посередине лингвального края коронки. Такая выпуклость имеется и у зуба ягуара. У современных львов на этом краевом валике коронки имеется хорошо заметный бугорок (рис. 14). Точечная скульптура поверхности коронок всех коренных была хорошо выражена.

Строение твердого нёба у пещерных львов было промежуточного типа между тигровым и львиным, относительно уплощенное, со слабым рельефом. В частности, глубокие выемки перед M^1, столь характерные для нёба ягуаров, были слабо выражены. Расстояние между большими нёбными отверстиями (foramen palatinum majus) было обычно больше, чем у тигров, но меньше, чем у львов. Оно колебалось от 42 до 54 мм (рис. 15). Нёбная вырезка отверстия хоан (рис. 16) имела вид заостренной арки, как у евразийских, так и у американских особей. У калифорнийских, а изредка и у европейских экземпляров встречались, впрочем, вырезки и в виде слабо разграниченной тройной арки, характерной для современных африканских львов.

Поперечное сечение отверстия хоан у пещерных львов приближалось по величине к львиному и превосходило тигровое. У пяти черепов из Вос-

точной Европы и Сибири с сохранившимся нёбом поперечник отверстия хоан колебался в пределах 35—45 мм, а соответственный индекс средних величин был равен 38.5% против 37.2% у тигров и 42.2% у львов.

Крупное и «открытое» отверстие хоан пещерных львов свидетельствует о мощном дыхании и значительных скоростях движения этих зверей на коротких дистанциях. Их выносливость при преследовании и убое добычи была очевидно большей, нежели у современных тигров, и приближалась к львиной или даже превосходила ее. Большая «пропускная способность» отверстия хоан была прогрессивным признаком для зверя открытых ландшафтов, передвигающегося быстрыми аллюрами (рис. 17).

Слуховые капсулы у пещерных львов были слабо выпуклыми и относительно небольшими, их вестибулярная полость была крупнее, чем у льва (рис. 18). При всем этом сходство наружного строения основания черепа у пещерных львов было явно больше с львиным, нежели с ягуаровым, что видно и по рисунку американцев (рис. 19).

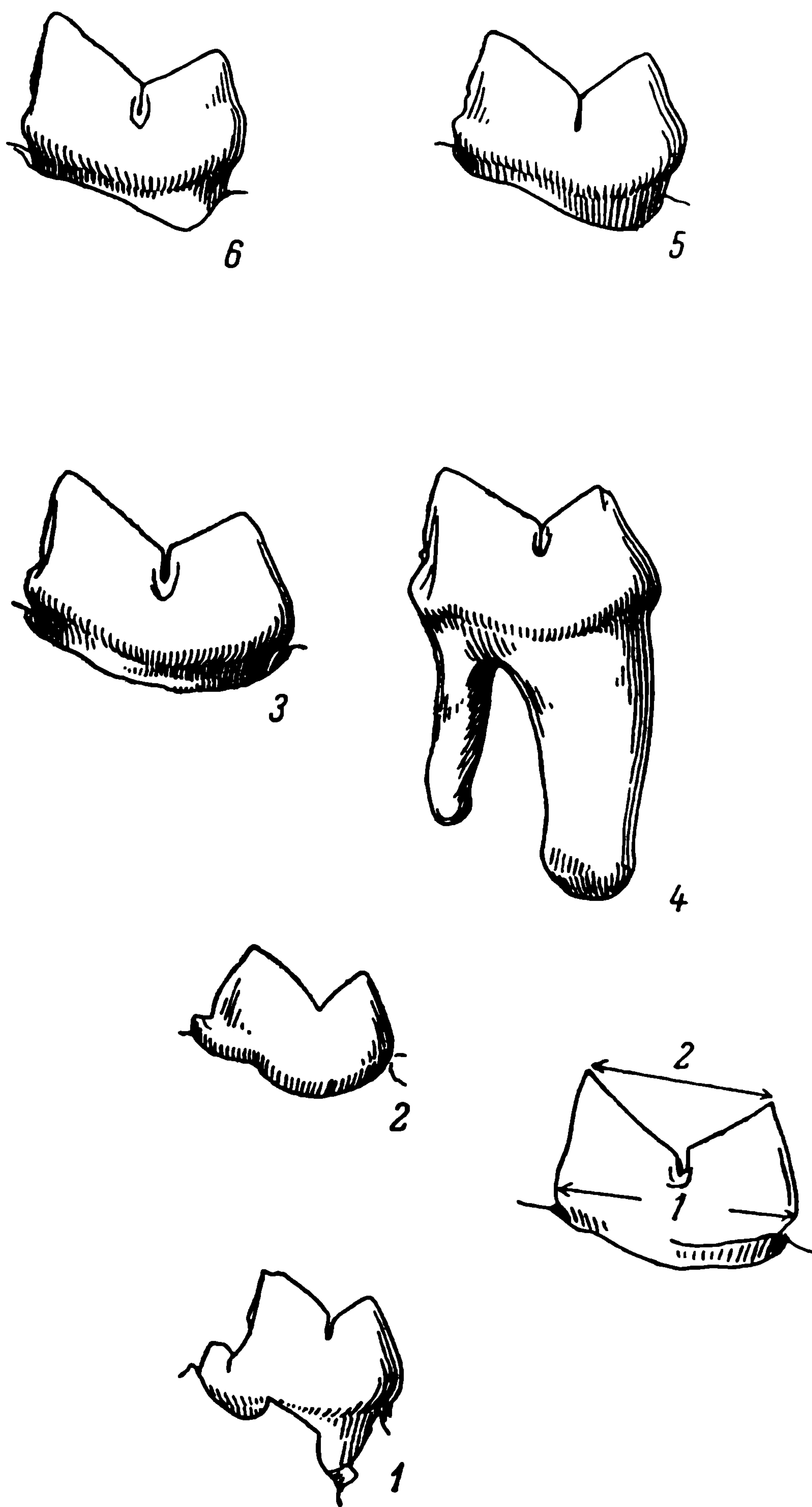


Рис. 13. Развитие коронки M_1 у кошачьих.

1 — *Aelurogale*, олигоцен, Монголия; 2 — Pseudaelurus, миоцен, Европа; 3 — пещерный лев, средний плейстоцен, Кавказ; тигр, Приморье: 4 — поздний плейстоцен, 5 — современность; 6 — лев, современность, Африка. *Внизу справа* показан способ взятия промеров.

Нижняя челюсть отличалась преимущественно львиными признаками — большой массивностью ствола и зубов, особенно M_1, спрямленной или более или менее выпуклой линией нижнего края в области хищнического зуба и, как правило, слабым подбородочным — симфизным выступом, столь характерным для тигра и не характерным для льва. Вариации линии нижнего края челюсти хорошо видны на серии наших и калифорнийских львов (табл. VII, XIV). Венечный отросток был относительно узким и спрямленным, его аборальный край лишь немного заходил за отвес сочленовного отростка — признак промежуточный между львом и тигром (рис. 20). Угловой отросток (proc. articularis) был относительно слабым, львиного типа, в противоположность тигру, у которого он был значительно больше (рис. 20).

Большая прочность нижней челюсти обусловила ее обычную хорошую сохраняемость в слоях и частоту находок. Важность ее дополнительной диагностики поэтому очевидна. Оказалось, что массетерная впадина у челюстей пещерных львов была особо глубока и объемна. Ее передний суженный край доходил, как правило, до отвеса через середину M_1, в то

время как у современных тигров и львов — только до отвеса талонида M_1. Кроме того, массетерная впадина выходила спереди на боковую поверхность челюсти широкой и круто спадающей ложбинкой, а не пологой и узкой, как у тигров. Выходные отверстия челюстного канала — foramen mentale — в области диастемы числом от 2 до 4 были крупными, зияющими, похожими на львиные.

На медиальной стороне ветвей челюсти отверстие нижнечелюстного канала — foramen mandibulare — было всегда широким, зияющим, округлым, а не сжато-овальным, как у тигров. У пещерных львов отсутствовал также выраженный желобок для подхода артерии к этому отверстию. Его передний край отстоял от задней поверхности сочленовного отростка (блока) на 50—60 мм, т. е. на 10—12 мм далее, чем у тигров и даже у львов (рис. 20).



Рис. 14. Очертания коронок M_1 в плане.

1 — лев; *2* — пещерный лев; *3* — тигр.

Перечисленные признаки, как-то: удлиненность морды, длинное височное сужение, широкие хоаны, особая форма нёбной вырезки — вновь свидетельствуют о самостоятельных чертах специализации плейстоценовой кошки по сравнению с современными львом, тигром и ягуаром.

Имеются и существенные отличия в строении головного мозга (рис. 21).

Ниже описаны выдающиеся образцы черепов из пределов СССР.

Осевой череп, ♂ (?), ad., № А-34, музей г. Чернигова (табл. I, *1—2*). Найден в русле р. Десны. Предполагаемый возраст — Q_3. Темно-бурый, местами с сизоватым оттенком поверхности. Вещество прокрашено насквозь в цвет спелого гороха. При поскабливании появляется слабый запах коллагена, как у волжско-камских костей хазарской фауны. Клыки слегка обломаны. Правый P^4 обломан прижизненно, левый сколот вдоль изнутри и затерт. Эмаль зубов черная на резцах и клыках и белая с чернотой по трещинкам на коренных. Левая скуловая обломана, правая обгрызена по верхнему краю мелкими хищниками. Профиль слабо выпукл. Лоб слегка продольно вогнут. Назион на 4 мм оральнее концов челюстных костей. Надглазничные отростки заостренные, т. е. тигрового типа. Височное сужение относительно короткое, со слабым расширением в стороны, оральнее лобно-теменного шва. Нёбная вырезка хоан шлемовидная — в виде заостренной арки, т. е. специфичная для пещерных львов. Очертания P^4 львиного типа. Сочленовные лотки очень узкие и сильно закрытые. Слуховые пузыри приплюснутые (табл. промеров № 6).



Рис. 15. Вариации расстояния между большими нёбными отверстиями.

1 — тигр; *2* — лев; *3* — пещерный лев.

Осевой череп, ♀ (?), sen., № 29396, ЗИН (табл. II, *1—3*).

Палеолитическая стоянка Костенки XIII на Дону. Q_3. Раскопки А. Н. Рогачева. Захоронение в покровных суглинках с обилием мела. Костное вещество трухлявое, светло-палевое, зубы и основание черепа разрушены. Череп широкий при очень выгнутых скулах. Профиль слабо выпукл, лоб продольно вогнут, сагиттальный и затылочные гребни хорошо выражены. Височное сужение относительно короткое. Морда широкая. Глаз-

ницы крупные, 50×75 мм. Нёбо широкое, между большими нёбными отверстиями 58 мм. Хоаны широкие, их нёбная вырезка (была, по-видимому) в виде приостренной арки. Слуховые капсулы небольшие, слабо выпуклые (табл. промеров 6).

Осевые черепа, обломки, ♀♀ (?), № 29396-2, ЗИН (табл. III, 3, 5). Палеолитическая стоянка Костенки IV на Дону. Q_3 (поздний палеолит). Захоронение в покровных суглинках. Сохранность костного вещества плохая, как и у предыдущего образца. Уцелели верхние челю-

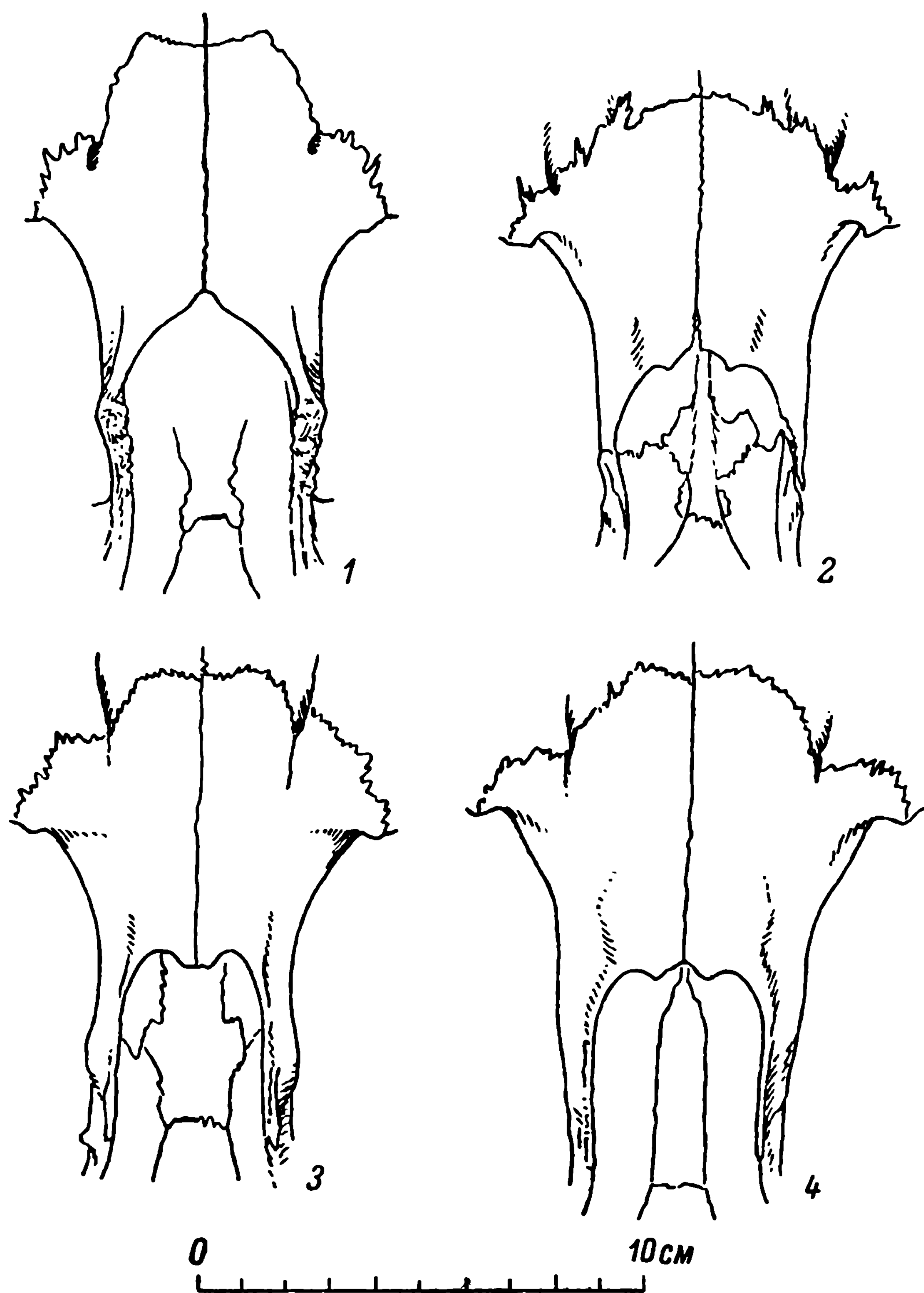


Рис. 16. Форма нёбной вырезки отверстия хоан.

Пещерный лев: *1* — Бинагады, № 25 Ест.-ист. музей Баку, *2* — Мохохо, № 29398 ЗИН; *3* — тигр, № 5728 ЗИН; *4* — лев, № 26686 ЗИН.

сти с полными рядами зубов, скуловые дуги от одного и основание мозгового черепа и часть затылка от другого черепа. Образцы обнаружены в развалинах хижины шамана (?), построенной из костей мамонта и рогов северных оленей. По-видимому, черепа лежали на крыше. По размерам близки к предыдущему. Характерны относительно слабые клыки, отсутствие диастемы. P^4 тигрового типа, небольшие M^1 с одним корнем, эмаль всюду палевая. Конусы зубов еще не затронуты стиранием. Имеются глубокие выемки нёба перед верхним моляром.

Осевой череп, ♂ (?), sen., № 204814, Свердловский краеведческий музей (табл. V, *1—3*). Слепок в ЗИН. Река Иса Свердловской области, Q_3. Буровато-серый с поверхности, местами с коричневато-фиоле-

товым оттенком. Затылок и скуловые дуги погрызены песцами (?). Профиль сильно выпукл в области заглазничных отростков, к затылку заметно спущен. Сильно развитый сагиттальный гребень. Лицевая часть сильно удлиненная, что особенно заметно при погрызенном затылке. Лоб и носовые кости продольно вогнуты. Назион на уровне концов лобных отростков челюстных костей. Глазницы очень крупные, 50×80 мм. Височное сужение длинное, заметно выпуклое в стороны. Клыки мощные, обломаны, их передне-задний диаметр 30 мм. P^4 львиного типа, M^1 отсутствуют. Между большими нёбными отверстиями 60 мм. Отверстие хоан широкое и высокое. Нёбно-хоанная вырезка в виде заостренной арки — шлемовидная. Слуховые капсулы широко расставленные, небольшие.

Полный череп, ♂ (?), № 1417, Всесоюзный геологический институт в Ленинграде (Рябинин, 1919) (табл. I, *3*). Река Иса Свердловской области, приток Туры на восточном склоне Уральского хребта. Сборы К. В. Маркова. Найден вместе с костями мамонта в песках при разработке платиновых россыпей, Q_2—Q_3. Очень крупный экземпляр. Цвет поверхности густо-коричневый. Кость прокрашена насквозь. Сохранность в целом хорошая, но зубы почти все обломаны. Обломана также аборальная половина левой ветви нижней челюсти и пробито нёбо. Профиль полого выпукл с наивысшей точкой против надглазничных отростков. Лицевая часть (до надглазничных отростков) столь же удлиненная, как и у предыдущего экземпляра, и составляет 53% общей длины. Надглазничные отростки притупленные, львиного типа. Лоб продольно вогнут. Височное сужение львиного типа, с выпуклыми боками. Срединный и затылочные гребни умеренно развиты. Затылочный бугор проецируется на 20 мм аборальнее затылочных мыщелков. Назион оральнее на 12 мм концов максилл. Между большими нёбными отверстиями 54 мм. Отверстие хоан львиного типа, широкое. Вырезка нёба у хоан типична для вида — приостренная арка. Слуховые капсулы относительно крупные. Характерны небольшие мастоидные отростки и длинные притупленные сосцевидные. Проекция конца венечного отростка и профиль нижнего края нижней челюсти львиного типа.

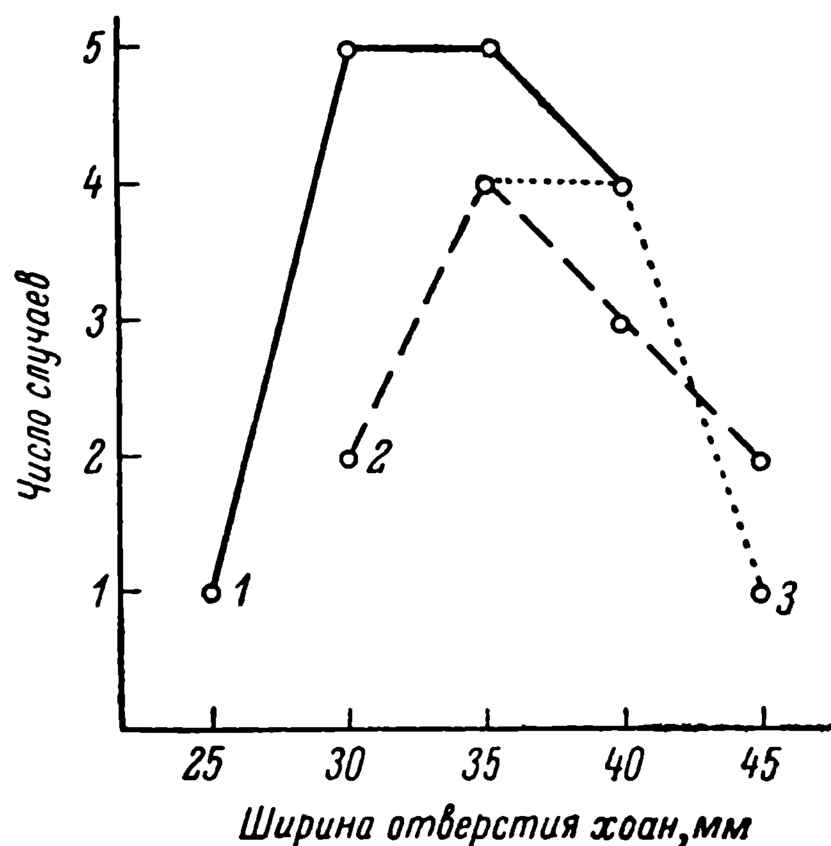


Рис. 17. Вариации ширины отверстия хоан.

1 — тигр; *2* — лев; *3* — пещерный лев.

Осевой череп, ♀ (?) ad., № 29398, ЗИН. Речка Мохохо, в 15 км от устья р. Оленёк, Q_3 (табл. VI, *1*—*3*). Находка геолога Ф. Ф. Ильина (1963). Размеры некрупные. Светло-каштановой окраски кость прокрашена насквозь, эмаль зубов светло-палевая. Большое преобладание львиных черт. Профиль слабо выпуклый, лоб слегка продольно вогнут, сагиттальный и затылочный гребни небольшие. Широкий в скулах, с коротким височным сужением. Носовые кости широкие, назион на 6 мм оральнее концов челюстных отростков. Клыки и коренные с конусами, затронутыми стиранием. Клыки относительно слабые, их передне-задний диаметр на уровне альвеолы — 20 мм. P^4 львиного типа — с выпуклым щечным краем. M^1 двукорневые, утеряны. Нёбо уплощенное, между большими нёбными отверстиями 55 мм. Хоаны очень широкие, напоминающие львиные, вырезка нёба слабо трехарочная. Слуховые капсулы небольшие, слабо выпуклые. Затылок невысокий, его бугор заходит

по отвесу только на 24 мм за линию мыщелков. Затылочное отверстие крупное, зияющее.

Мозговая коробка, ♂ (?), sen., № 15572, ЗИН. Большой Ляховский остров (табл. III, *2*). Находка геолога М. М. Ермолаева (1930). Размеры некрупные. Лицевая часть обломана на уровне назион, скуловые

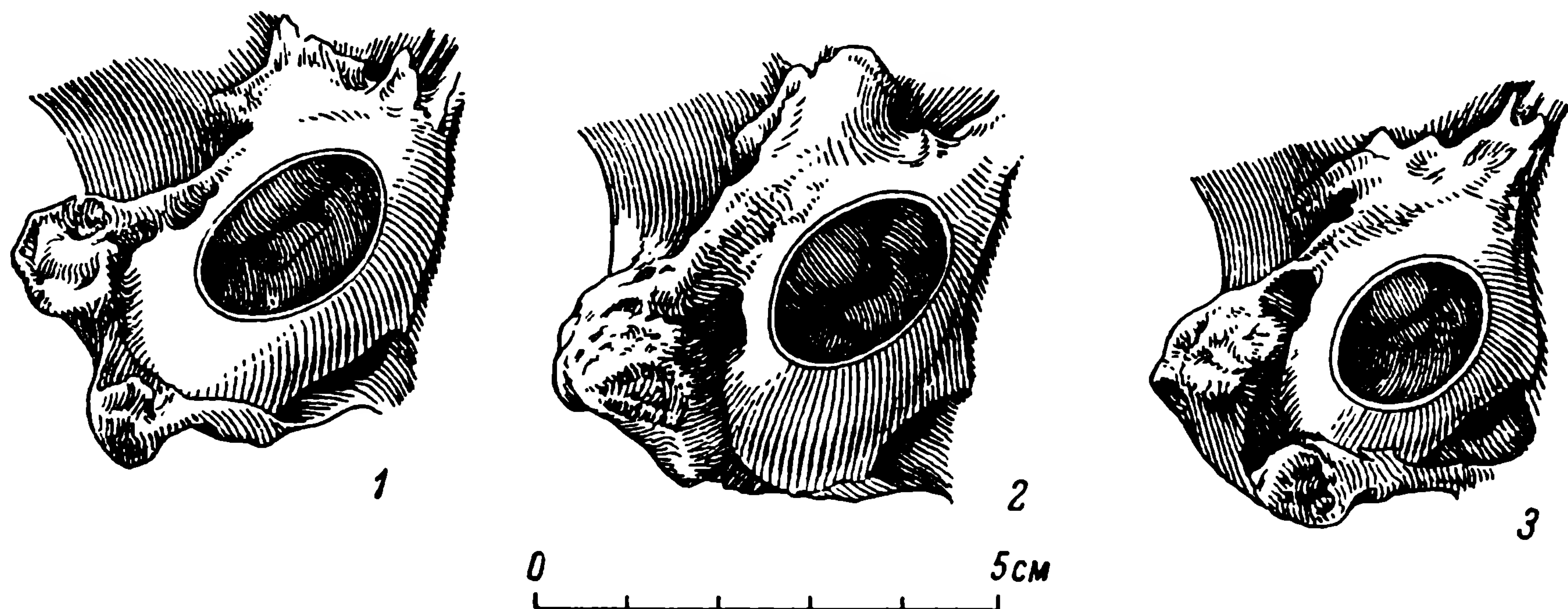


Рис. 18. Строение слуховой капсулы.

1 — лев, № 1989 ЗИН; *2* — пещерный лев, № 4219 ЗИН; *3* — тигр, № 26580 ЗИН.

дуги обгрызены хищниками, сагиттальный гребень и затылочный бугор также. Слегка окатан в волноприбое. С поверхности окрашен в желтовато-коричневый тон, далее костное вещество светлое, свежее и с ясным запа-

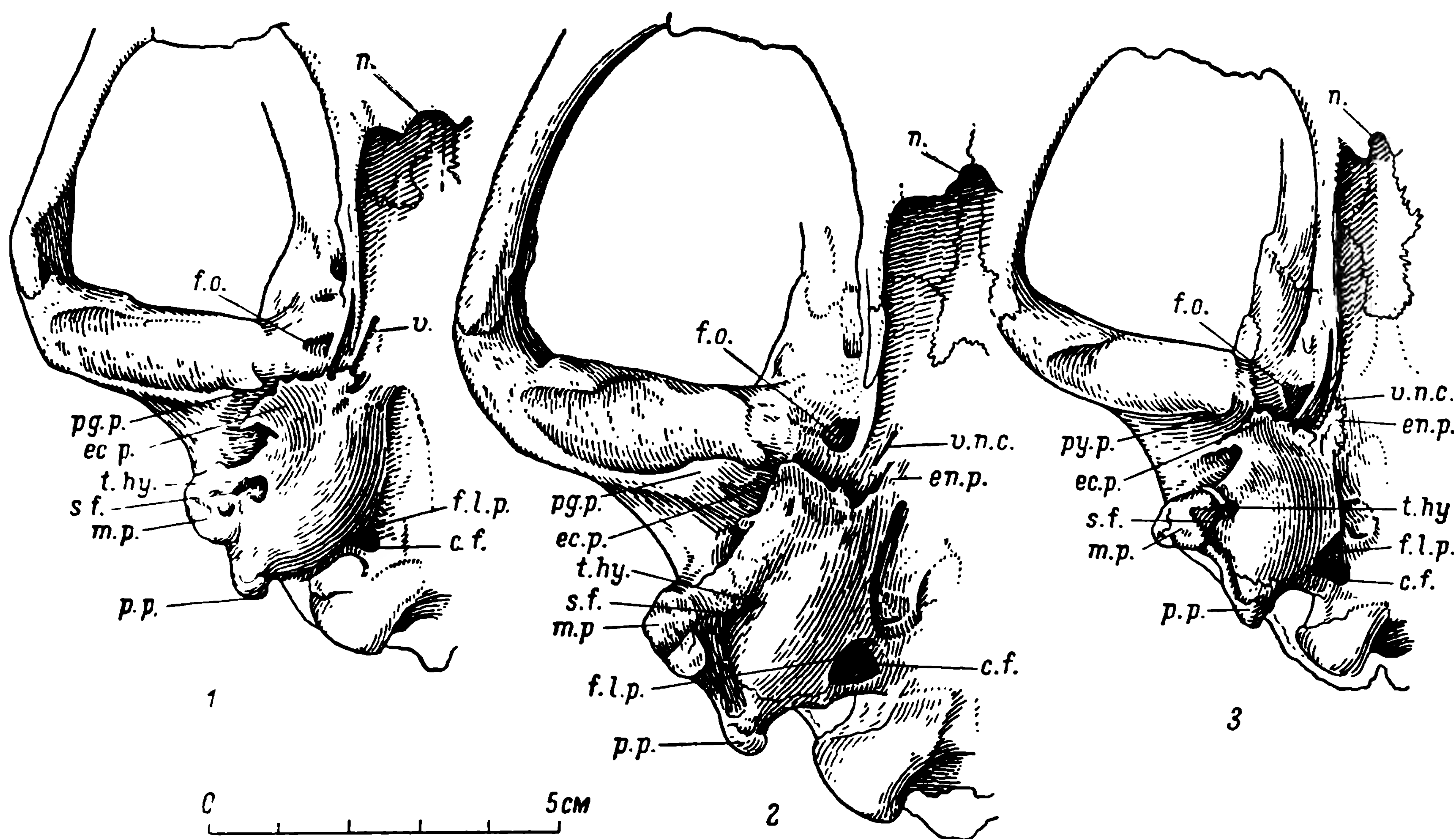


Рис. 19. Строение слуховой области черепа (по: Merriam a. Stock, 1932).

1 — лев; *2* — калифорнийский пещерный лев; *3* — ягуар.

хом коллагена, характерным для захоронений в вековой мерзлоте, «фауна Черского», Q_3—Q_4. Лоб продольно вогнут. Надглазничные отростки приостренные, тигрового типа. Височное сужение очень длинное, также «тигровое», т. е. без боковых выпуклостей. Мозговая коробка сдавленная, маленькая, с сильно скульптурированной поверхностью. Затылок почти

вертикальный. Суставные лотки широкие, хоанальный лоток также. Слуховые пузыри длинные, слабо выпуклые. Мастоидные бугры небольшие.

Мозговая коробка, ♀ (?), ad., № 29397, ЗИН (табл. III, *1*). В 30 км от входа в Медвежью пещеру в верховье р. Печоры. Находка Н. К. Верещагина (1961). В европейской части Евразии это наиболее северная точка, Q_3.

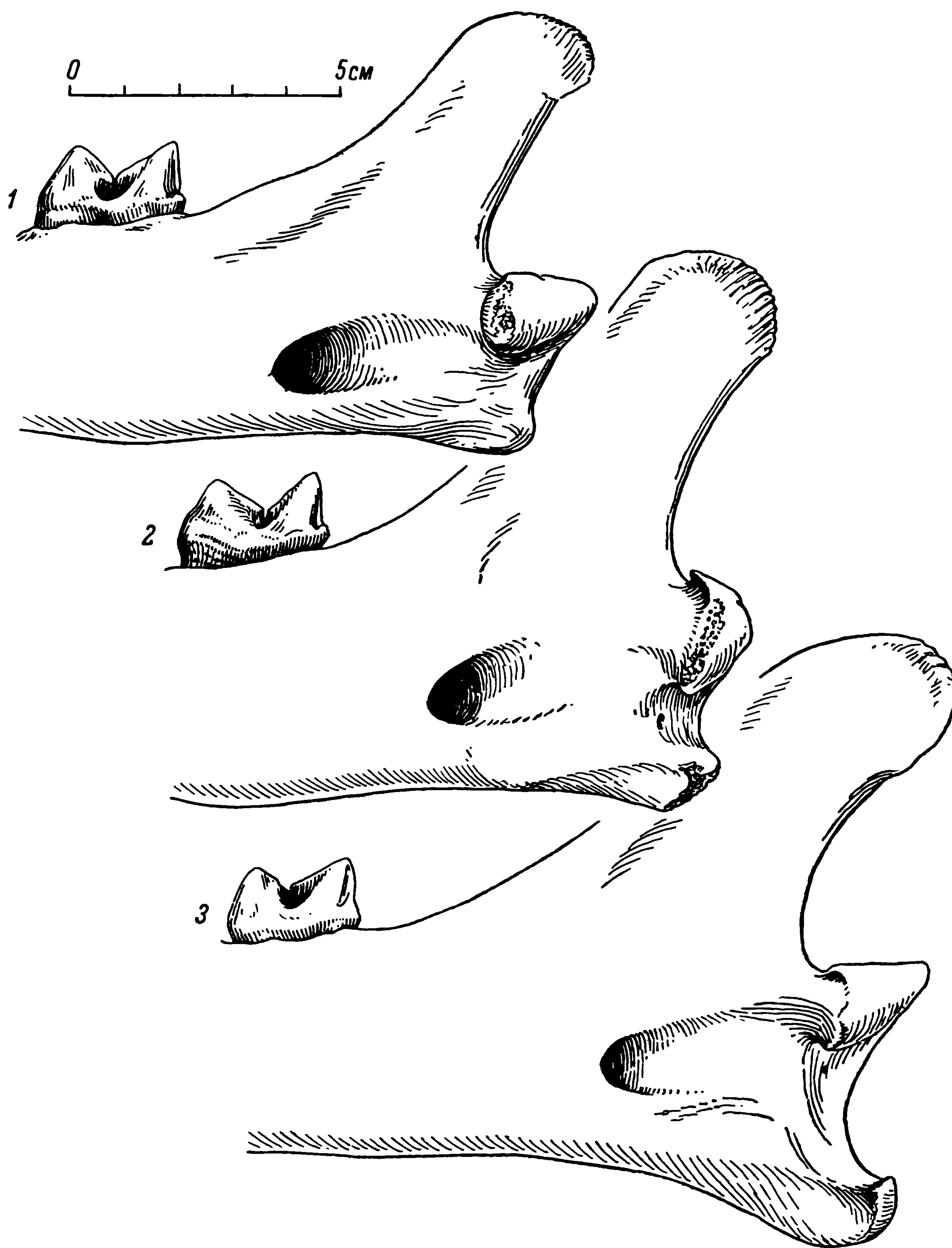


Рис. 20. Строение нижнечелюстного отверстия и углового отростка.

1 — полувзрослый лев, № 4048 ЗИН: *2* — пещерный лев, Бинагады, № 24408 ЗИН; *3* — тигр, № 5737 ЗИН.

Для львицы крупен. Лицевая часть обломана на уровне назион, левая скула у основания сочленовной кости, правая по скуловой кости. Поверхность соломенного цвета, кость свежая, режется ножом, отчетливый запах сырой кости — коллагена. Слегка окатан в подземном потоке и гравии и немного обгрызен пещерным медведем. Явное преобладание львиных черт. Лоб очень широкий, продольно вогнутый, сагиттальный, и затылочные гребни небольшие. Надглазничные отростки притупленные, львиного типа. Височное сужение короткое, львиного типа, т. е. с боко-

выми выпуклостями. Мозговая коробка мощная, широкая, с умеренной скульптурой поверхности.

Из выдающихся находок нижних челюстей необходимо отметить: очень крупный экземпляр, обнаруженный в пещере Буп в верховьях Риона на Кавказе в слоях с культурой мустье; обломки челюстей из слоев

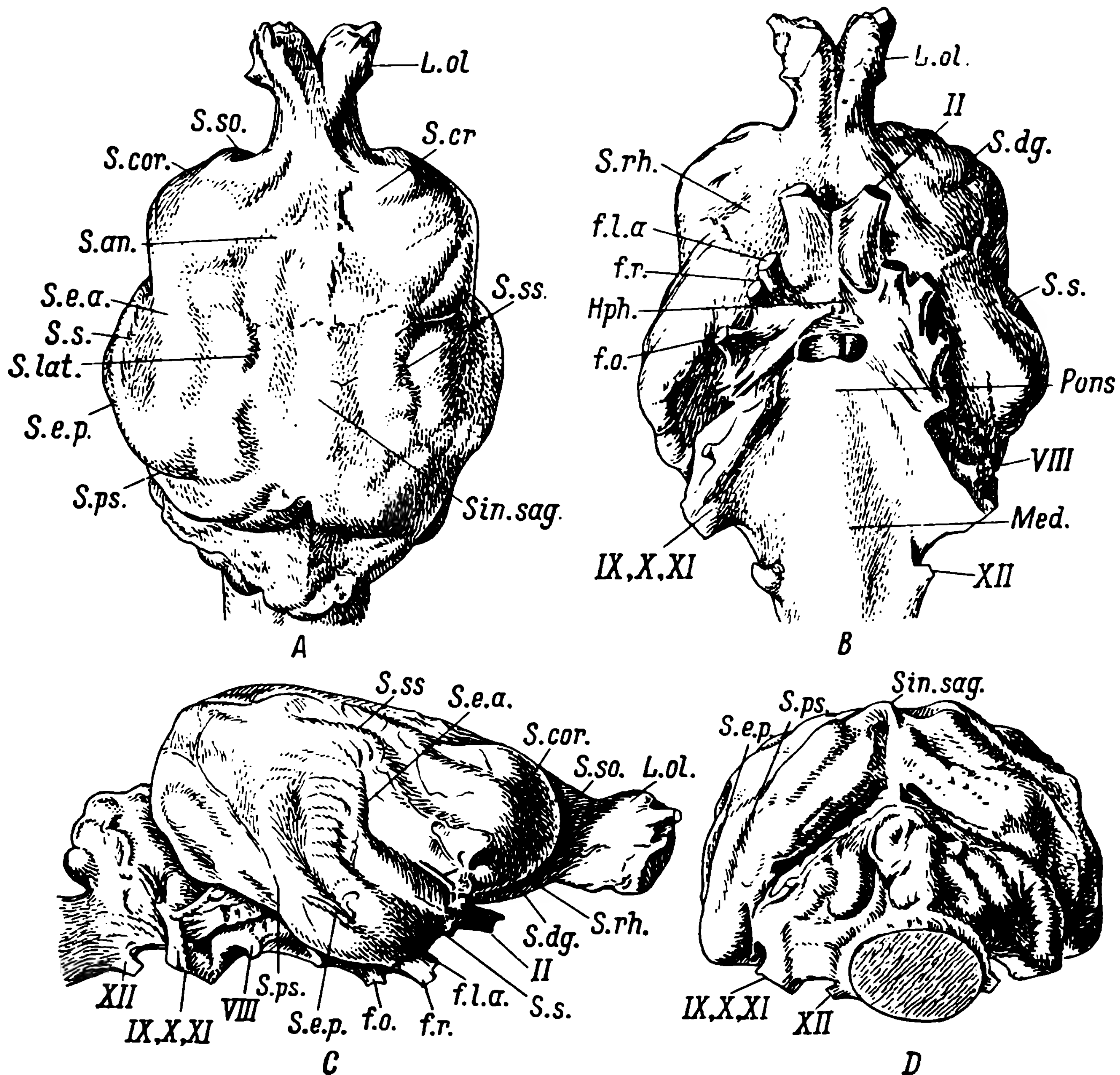


Рис. 21. Мозг калифорнийского пещерного льва, слепок (по: Merriam a. Stock, 1932).

А — вид сверху, *В* — снизу, *С* — сбоку и *D* — сзади.

мустьерской стоянки Кодак на Днепре и у Кременчуга; в хазарских слоях Черного Яра на Волге (№ 845-16, ПИН); в овраге террасы Среднего Дона южнее Воронежа, близ с. Шубного (№ 29417, ЗИН). Экземпляры серии нижних челюстей с бечевников р. Оби и рек Якутии (преимущественно позднеплейстоценового возраста) не производят столь внушительного впечатления своими размерами.

Кости зачерепного скелета

В посткраниальном скелете пещерных львов имела место та же своеобразная мозаичность львино-тигровых признаков, что и в черепе. Она лишь слабее изучена, так как хороших серий скелетов этого вида не существует.

При подробном морфологическом сравнении скелета американского плейстоценового льва с саблезубом-смилодоном, проведенном Мерриэмом и Стоком (Merriam a. Stock, 1932), оказалось, что по величине трубчатых костей ужасный лев был крупнее смилодона на 8—10%, однако относительно выше последнего и имел при коротких плечевых и бедренных

костях значительно удлиненные рычаги свободных конечностей. Авторы приводят сравнительные индексы для рычагов передних и задних конечностей крупных кошек (табл. 3).

Таблица 3

Пропорции рычагов (в %) крупных кошек (по: Merriam a. Stock, 1932)

Индексы рычагов	*Panthera (Leo) atrox*, n = 1	*Panthera (Leo) leo*, n = 2	*Panthera (Tigris) tigris*, n = 1	*Panthera (Jaguarius) onca*, n = 3	*Smilodon californicus*, n = 1
$\frac{\text{Radius}}{\text{Humerus}} \times 100$	93	89—93	86	79—87	77
$\frac{\text{Metac. III}}{\text{Humerus}} \times 100$	34	35—36	37	30—31	28
$\frac{\text{Tibia}}{\text{Femur}} \times 100$	86	86—88	64	85—87	74
$\frac{\text{Metat. III}}{\text{Femur}} \times 100$	35	—37	36	32—33	27

В нашем представлении такие цифры отчетливо показывают, что саблезуб сильно уступал в скоростях и в способности к прыжкам настоящим кошкам, а при охоте на открытых пространствах вряд ли выдерживал конкуренцию плейстоценового льва. Кроме того, здесь отчетливо видно, что современные ягуары обладают резко укороченными рычагами свободных конечностей и меньшими скоростными показателями, нежели вымерший ужасный лев и современные львы и тигры. В этом отношении они занимают среднее положение между львами и саблезубом.

По скелету пещерного льва и скелетам современных львов и тигров, а также высокоскоростной кошки — гепарда я получил несколько иные показатели (табл. 4).

Таблица 4

Пропорции рычагов (в %) крупных кошек по нашим данным

Индексы рычагов	*Panthera (Leo) spelaea*, Моравский музей (Брно)	*Panthera (Leo) leo*	*Panthera (Tigris) tigris*	*Panthera (Pardus) pardus*	*Acinonyx jubatus*
		коллекция ЗИН АН СССР			
		n = 2	n = 1	n = 2	n = 3
$\frac{\text{Radius}}{\text{Humerus}} \times 100$	91.5	92.4 94.1	83.3	84.5 85.6	104.2 96.7 100.0
$\frac{\text{Metac. III}}{\text{Humerus}} \times 100$	35.3	40.3 38.9	36.1	37.4	39.5 37.8 —
$\frac{\text{Tibia}}{\text{Femur}} \times 100$	80.5	86.2 86.1	80.4 79.5	86.8 87.2	96.7 100.0 95.5
$\frac{\text{Metat. III}}{\text{Femur}} \times 100$	34.1	37.7 40.0	34.6	35.8	43.2 44.0

Сравнение с показателями гепарда указывает, что для достижения высоких скоростей у кошачьих происходило относительное увеличение свободных рычагов, в особенности предплечья, голени и плюсны. Судя по полученным морфометрическим показателям, существует и существовал, по-видимому, такой нисходящий ряд крупных кошек по быстроте их передвижения: гепард, лев, пещерный лев, тигр, барс, ягуар, смилодон.

Ниже дается краткая характеристика некоторых черт строения костей скелета пещерных львов по коллекциям ЗИН.

Атлант пещерного льва (из Бинагадов) близок по размерам ширины невральных дуг и тела к атлантам крупных экземпляров львов и тигров, но отличается от обоих небольшим размахом поперечных отростков. Относительно короткие поперечные отростки характерны и для крестца пещерного льва. Однако сужения во втором крестцовом позвонке, характерного для тигров, у плейстоценовой кошки не было.

Лопатка пещерного льва имела сочленовный конец характерного львиного типа. Карликовость коракоидного отростка лопатки по сравнению с таковым тигра и льва свидетельствует о большей специализации пещерного льва по сравнению с обоими живущими видами (Верещагин, 1951).

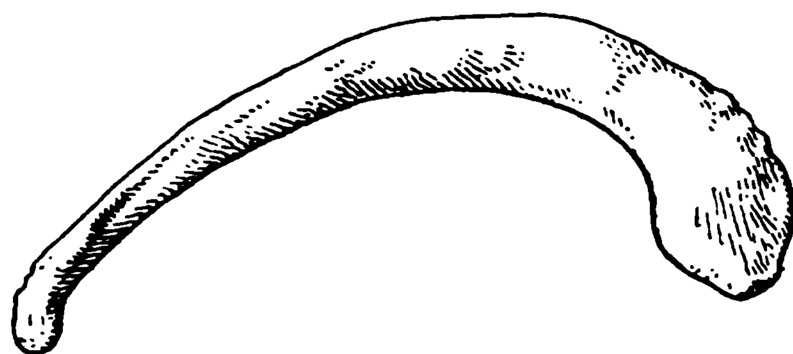


Рис. 22. Ключица современного льва № 26987 ЗИН, сл. уменьш.

Ключица, которая у кошек лежит в мускулатуре на связках и напоминает бумеранг (рис. 22), для пещерного льва пока неизвестна — не найдена в слоях, а, быть может, на нее не обращали внимания.[1]

Плечевая кость пещерных львов была с латерально уплощенным и высоким в проксимальной половине диафизом, а не с низким и округленным в средней части, как у тигров. Сочленовная поверхность проксимального эпифиза была широкой, львиного типа. В целом по деталям строения суставных фасеток она больше походила на львиную, чем на тигровую. Имеются такие показатели диаметров проксимальной половины диафиза по серии ЗИН: 25×46; 34×64; 29×52; 34×59; 35×64; 32×57; 27×47; 34×57.

Локтевая кость по степени отогнутости каудально локтевого отростка более схожа с львиной, чем с тигровой. Расположение суставных фасеток и очертания диафиза у нее сильно варьируют.

Лучевая кость была также изменчива, но более похожа по рельефу и очертаниям на львиную, чем на тигровую.

Пястные кости массивнее, чем у тигров, и более сходны с львиными (табл. XI, *2—6*).

Очертания таза у крупных кошек значительно варьируют в деталях, и надежных показателей специфических черт пещерного льва здесь не выявлено. Характерна, как и для других кошек, прямизна и уплощенность подвздошного элемента.

Бедренная кость пещерного льва имела в дистальной половине тигровые признаки. Желоб для коленной чашки — facies patellaris — не выдается над окружающей поверхностью кости, постепенно переходя в нее как сверху, так и с боков (Черский, 1891). В то же время рельеф верхней половины бедра и сближенность головки с малым вертлугом — характерного львиного типа.

---

[1] Эта «плавающая» косточка львов и тигров высоко ценится в Индии, где, обделанная в золото или серебро, употребляется в качестве брелока-амулета.

Берцовая кость была крупна и более сходна с львиной, чем с тигровой, по округлости середины диафиза и отсутствию резкой фронтальной грани. По индексу прыжка — отношению длины голени к длине бедра — пещерные львы были ближе к львам, чем к тиграм, что также говорит о их большей динамичности — способности к бегу по сравнению с тиграми. Большие размеры передне-задних диаметров эпифизов голени пещерных львов, а также скульптура ее волярной поверхности усиливают ее сходство с львиной.

Пяточная кость характеризуется массивностью, большей мягкостью рельефа дистального конца рукояти по сравнению с тигровой.

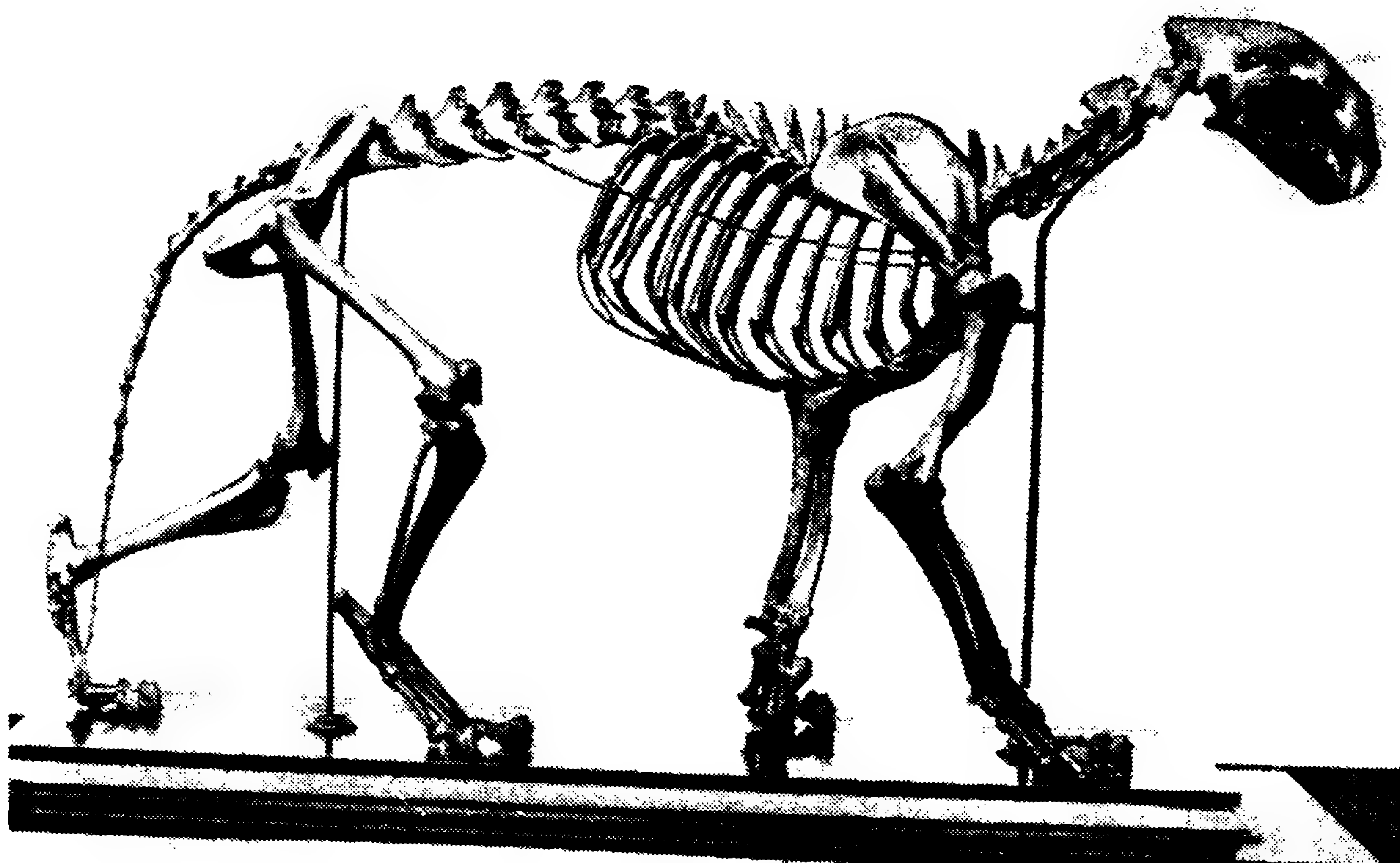


Рис. 23. Скелет пещерного льва из битумов Калифорнии (по: Merriam a. Stock, 1932).

Таранная кость пещерных львов отличается от львиной более короткой шейкой, выпуклой трапециевидной поверхностью внутренней пяточной фасетки, более узкой и глубокой бороздой, разделяющей обе пяточных фасетки (Filhol et Filhol, 1870).

Плюсневые кости пещерных львов отличаются большой массивностью диафиза, резкостью — углубленностью рельефа в области нижних эпифизов (Громова, 1932; Верещагин, 1951). С функциональной стороны эта особенность может быть связана с большей силой связок кисти и пальцев. Однако это признак преимущественно индивидуальной значимости.

Результаты промеров и фотографии трубчатых и коротких костей представлены в табл. 8 и VIII—XI, а полный скелет калифорнийского льва — на рис. 23.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ (ФИЛОГЕНЕЗ) И РОДИНА ПЕЩЕРНОГО ЛЬВА

Вопросы миграций

Вопросы эти недостаточно ясны. Из отложений нижнего и среднего плиоцена Евразии и Америки нам неизвестны хорошие остатки крупных кошачьих, которых можно было бы считать непосредственными предками

пещерных львов. В верхнеплиоценовых, пограничных с антропогеновыми, виллафранкских, астийских, акчагыльских и апшеронских песках и конгломератах юга Западной и Восточной Европы попадаются единичные

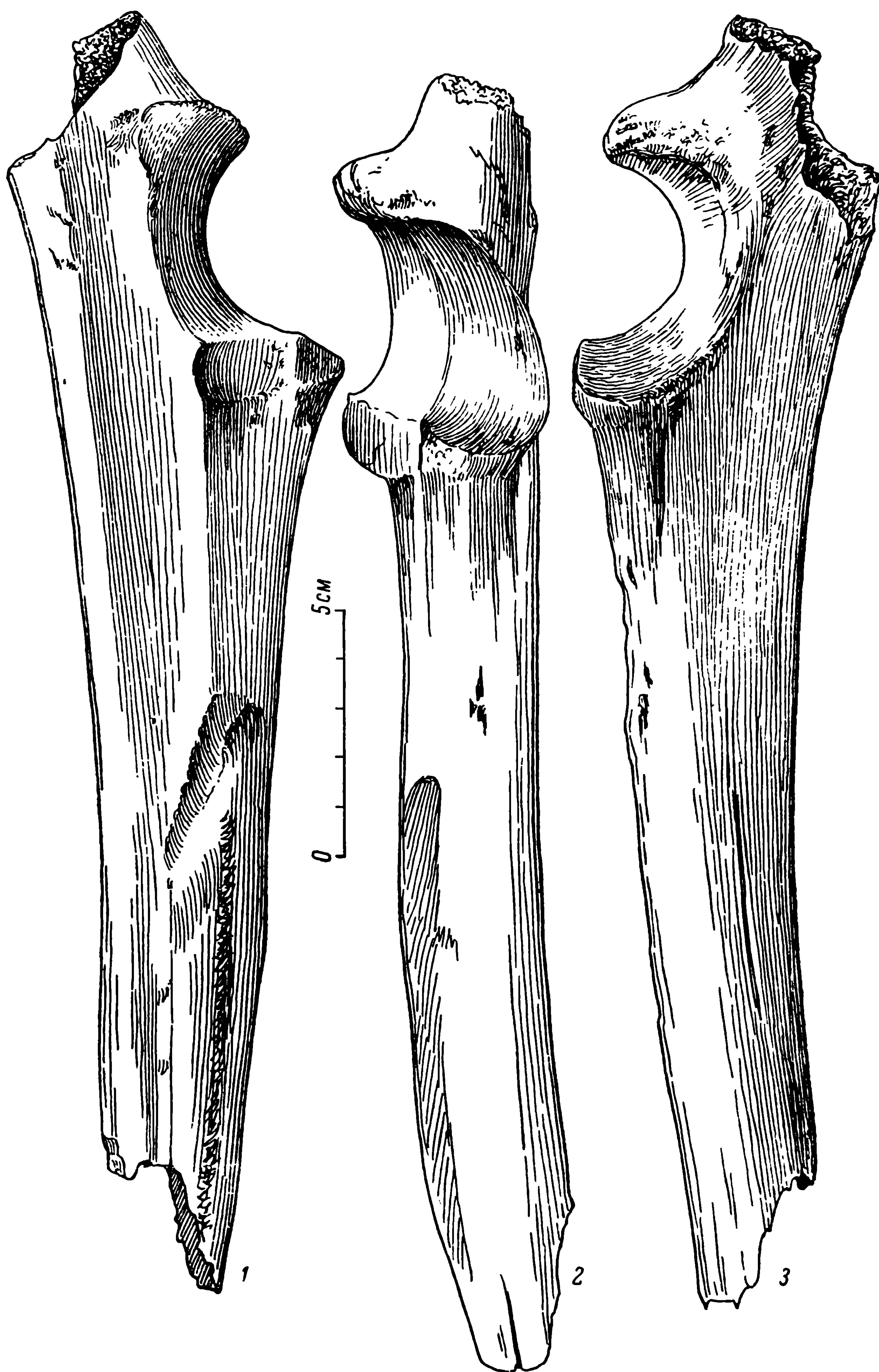


Рис. 24. Локтевая кость крупной кошки (*Machairodus? Panthera?*) из хапровских песков Приазовья. Ливенцовский карьер (Ростовский краеведческий музей).

1 — вид с медиальной стороны, *2* — с фронтальной, *3* — с латеральной.

обломки трубчатых костей, черепов и зубов крупных кошачьих, которые трудно точно диагностировать. Их определяли обычно как *Felis arvernensis* Croiz. et Jobert или как *Felis cristata* Falconer из северной Индии.

В научно-популярных сводках происхождение пещерного льва связывают с упомянутой овернской и хохлатой пантерами — *Panthera owernensis* и *P. cristata*, которые считаются «близко стоящими к подродам льва и тигра». Указывается также на появление и быстрый расцвет настоящих кошек в начале плейстоцена (Thenius u. Hofer, 1960).

В средне- и верхнеплиоценовых фаунах Берешти, Малуштени (Румыния), такой же фауне красноземов и катакомб Одессы и гравия Косякинского карьера у Ставрополя была обильна лишь кошка средней величины, близкая к рыси и вероятный предок современного вида рыси — *Felis* (*Lynx*) *issiodorensis* Croiz. et Jobert.

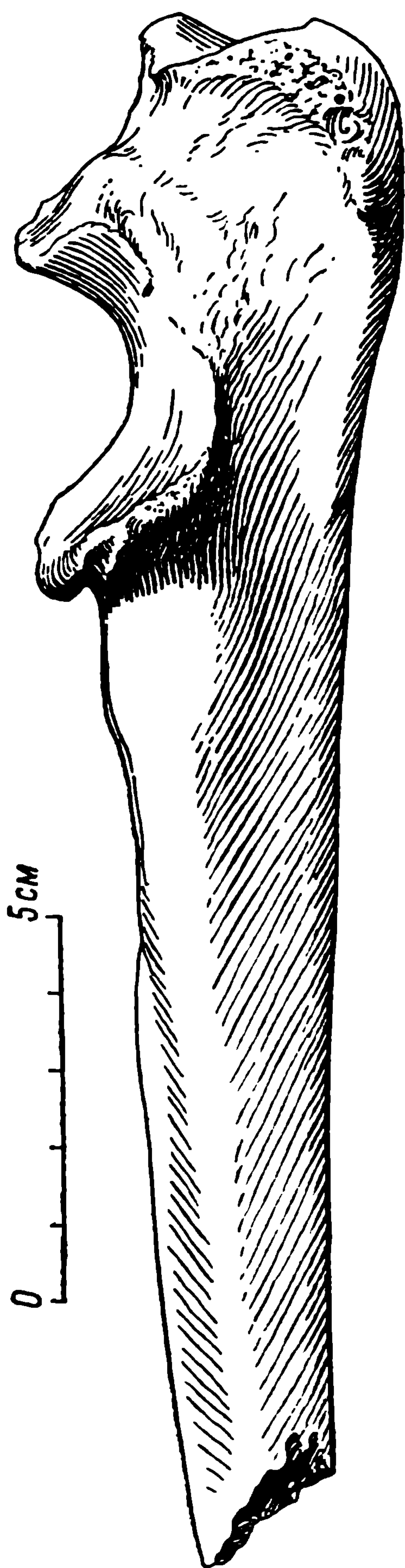


Рис. 25. Локтевая кость кошки, близкой к ягуару (*Panthera* sp.), из конгломератов Таманского полуострова.

По Черноморскому и Азовскому побережью, в Предкавказье фрагменты костей крупных кошачьих — *Felidae* — обнаруживаются, например, в песчано-гравийных карьерах у Хапров, Ливенцовки (рис. 24), на Таманском полуострове и у Армавира. Однако их принадлежность кошкам подсем. *Felinae* сомнительна, так как в эпоху формирования упомянутых костеносных толщ еще жили крупные саблезубые кошки подсем. *Machairodontinae*. Кроме ливенцовской находки, значительный интерес представляет локтевая кость крупной кошки, отнесенной мною к роду *Panthera*, в таманской позднеплиоценовой — раннеантропогеновой фауне из местонахождения Цимбал у станции Сенная на Таманском полуострове Кавказа (Верещагин, 1957). Пропорции и очертания proc. olecranon этой кости весьма схожи с таковыми у ягуара — *Panthera* (*Jaguarius*) *onca* L. (рис. 25). В этой связи полезно привести некоторые соображения американских авторов.

Мерриэм и Сток (Merriam a. Stock, 1932, стр. 199) писали: «В связи с наличием большого сходства между ранчолябрейскими (черепами) *Felis atrox* и живущим ягуаром интересно мнение Фрейденберга (Freudenberg, 1910, стр. 230—231), описавшего *Felis imperialis* как гигантского ягуара. Безусловно, ягуары имели предка в предшествующих формах позднего кайнозоя Северной Америки, а крупные кошки типа *Felis atrox* были последними представителями группы, преобладающей в ряду форм того же генетического ствола, из которого происходили эти неарктические и неотропические виды».

Если принять во внимание, что филумы некоторых групп млекопитающих (медвежьих — *Ursidae*, псовых — *Canidae*, бобров — *Castoridae*, *Conodonta*) развивались в плиоцене параллельно как в Старом, так и в Новом свете, то, в сущности, не будет невероятным и соображение, что верхнеплиоценовые ягуароподобные предки пещерных львов дали позднее свои параллельные, близкие виды — евразийского *Panthera* (*Leo*) *spelaea* и североамериканского *Panthera* (*Leo*) *atrox*. Между тем современные американские палеонтологи — Гиббард и др. (Hibbard at al., 1965) — ведут ископаемого североамериканского ягуара — *Panthera* (*Jaguarius*) *onca augusta* — с середины нижнего плейстоцена: «Blancan, aftonian». Этот зверь был распространен на север в историческую эпоху до границы

с Канадой. Иными словами, предок современного ягуара существовал в Северной Америке наравне с ужасным львом в течение позднего плейстоцена и, таким образом, прямое родство современного ягуара и пещерного льва исключено.

Отметим, что собственно в асфальтах Калифорнии остатков ягуаров не обнаружено. Современный ягуар — преимущественный обитатель тропических джунглей Центральной и Южной Америки, но в Мексике он живет в очень ксерофитных ландшафтах плоскогорий, весьма сходных с теми, которые существовали в плейстоцене в Калифорнии и севернее.

Остатки крупных кошек, которые можно уже уверенно отнести к пещерному льву, появляются в Европе впервые лишь в отложениях эпохи раннего плейстоцена (Q_1). Таковы местонахождения Красный Краг и Форест Бэд в Англии, Зюссенборн и Мосбах в ГДР, Тирасполь в Молдавии.

Начиная с этого геологического уровня в XIX в. развилась и дискуссия по поводу видовой принадлежности остатков крупных плейстоценовых кошек Европы. Почти каждый палеотериолог внес свою долю субъективизма в эту дискуссию. Наиболее подробные обзоры печатались Давкинсом и Санфордом (Dawkins a. Sanford, 1866—1872), Вольдрихом (см.: Brandt a. Woldrich, 1887), Фрейденбергом (Freudenberg, 1914), Геллером (Heller, 1953). Суть дела и многообразие взглядов сводились и сводятся до сих пор к следующему.

1. В плейстоцене Европы существовал лишь один особый вид крупного кота — пещерный лев *Felis spelaea*, отличный от африкано-азиатского льва и азиатского тигра.

2. Этот пещерный лев был (или не был) предком льва и тигра.

3. Пещерный лев был лишь разновидностью (varietes) современного льва, который уцелел в Европе с ледникового периода до античных времен (Геродота и Аристотеля, походов Ксеркса) на Балканах и в Македонии и поэтому обозначался Felis leo var. spelaea (Dawkins a. Sanford, 1866—1872).

4. В плейстоцене Европы водились и пещерные львы, и обыкновенные львы и тигры, причем пещерные львы и тигры вымерли к голоцену, а львы — на протяжении исторической эпохи.

Вся эта дискуссия осложнялась еще тем, что древние греки, этруски, карфагеняне и особенно римляне ввозили в Европу африканских и малоазиатских львов десятками и сотнями для цирковых и боевых целей. Звери нередко убегали на свободу из зверинцев.

Представления о существовании двух-трех видов гигантских плейстоценовых кошек в Европе подкреплялись действительным существованием здесь же леопарда *Panthera* (*Pardus*) и двух-трех видов гиен — *Hyaena*, *Crocuta*. Способствовала им и большая вариабельность признаков скелета, черепа и зубов плейстоценовых кошек, а также фрагментарность остатков, при которых исследователь часто поневоле обращал излишнее внимание на изменчивые, но несущественные детали в строении зубов и скелета.

Упрощенность представлений о едином виде льва в четвертичном периоде во всем Старом Свете характерна, например, для Геммера (Hemmer, 1967b), который заключил, что «. .*Panthera leo* появился на границе древнейшего и древнего плейстоцена и распространился в древнем плейстоцене по Европе и Африке, вероятно, из Передней Азии». Более солидны недавние оригинальные исследования Дитриха (Ditrich, 1968), который сомневался в наличии ископаемого тигра в Европе и считал европейского и африканского львов самостоятельными видами.

Русские авторы относили остатки пещерных львов либо к пещерному подвиду льва — *Felis leo spelaea*, либо даже к пещерной вариации — *Felis leo* var. *spelaea*, например Рябинин (1919), частично Громов (1948).

В позднейшей работе Рябинин (1937, стр. 61), уверовав в львиную природу плейстоценового кота, высказался даже о «путях проникновения» и времени проникновения зверя . из Африки в Европу (!): «Интерес к находке пещерного льва в Сочи повышается еще и тем . . ., что в Закавказье его остатки . . констатируются впервые, намечая пути проникновения его из Африки в Европу . в течение среднечетвертичной эпохи».

По Громову (1948), «*Felis spelaea* Goldf. (лев пещерный). является вымершим, в систематическом отношении он занимает, по-видимому, промежуточное положение между современными *Felis leo* L. и *Felis tigris*».

Пидопличко (1951), не вдаваясь в морфосистематические детали, называл пещерного льва просто львом, явно сближая с европейским — балканским львом эпохи Аристотеля и Александра Македонского. Между тем Вера Громова (1932) уже давно разъяснила, что пещерный лев был особым видом, обладавшим смешанными львино-тигровыми признаками черепа и скелета.

Она писала: «При настоящем уровне наших знаний можно принять, что в Восточной Европе и северной Азии в плейстоцене жил один вид крупных кошек — *Felis spelaea* Goldf., соединявший в себе признаки льва и тигра, но, кроме того, обладавший некоторыми специфическими свойствами; размеры его, не превышавшие в северных областях крупных современных кошек. ., в более южных сильно колебались от таковых же до значительно более крупных; будучи современником волжской фауны, в средней полосе Восточной Европы он вымер к вюрмской эпохе, на крайнем юге (Крым) и в Сибири (Красноярск) задержался много позднее; как долго прожил он у северных границ своего обитания точно неизвестно».

Положение пещерного льва в системе кошачьих было разъяснено также мною (Верещагин, 1951, 1967).

Некоторым оправданием упомянутых смутных представлений части палеозоологов и зоологов о систематическом положении великолепного плейстоценового кота являлось описанное выше смешение львино-тигровых признаков в черепе и скелете этого вида. Известные факты межвидовой (подродовой) гибридизации и существование ублюдков тигрольвов с промежуточной наследственностью (рис. 26) также как бы указывали, что еще в плейстоцене Европы существовал исходный для тигра и льва предок.

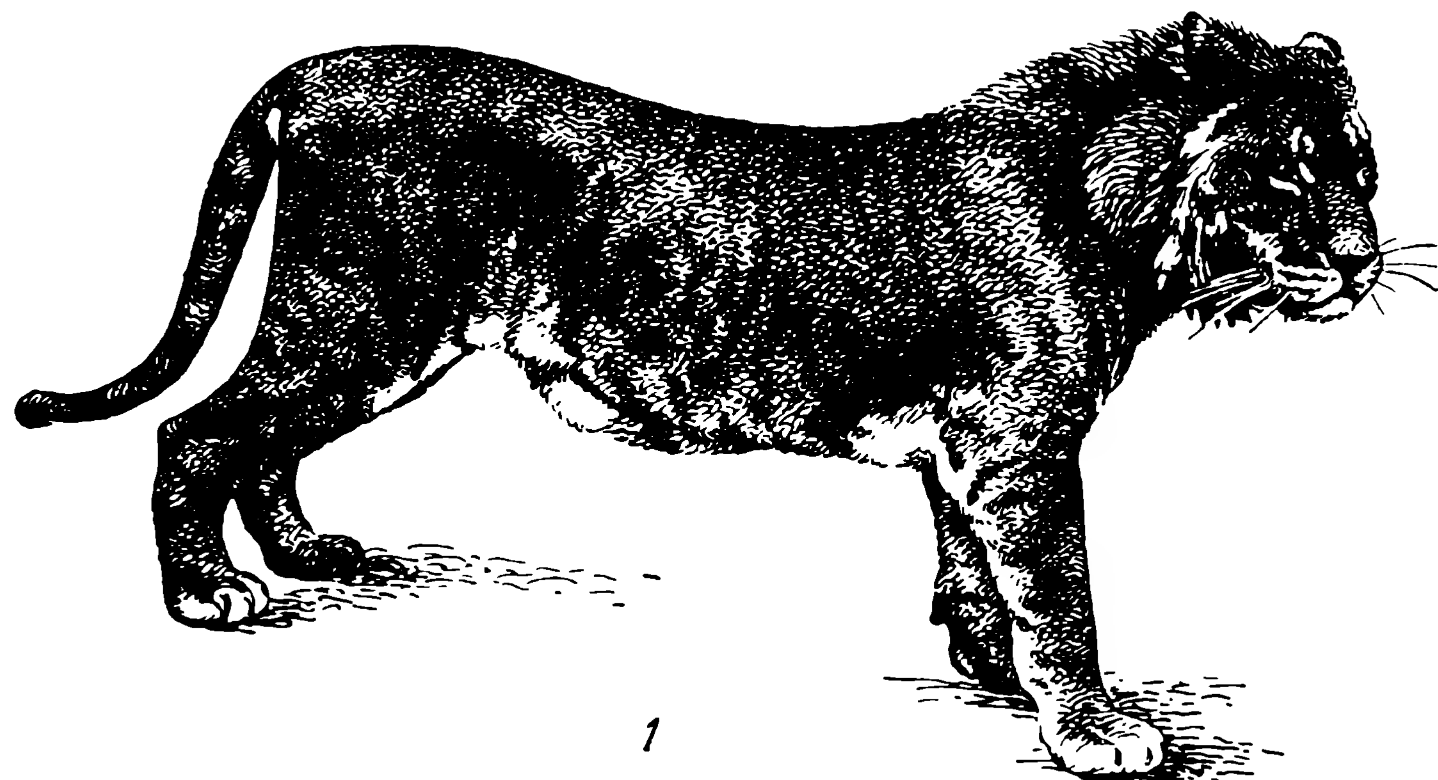
Все это весьма напоминало первоначальные представления о природе мамонта. Однако ни один квалифицированный териолог теперь уже не считает ни мамонта, ни волосатого носорога предками современных слонов и носорогов. Таким же особым видом в мамонтовой фауне был и пещерный лев.

Пещерный лев не мог быть непосредственным предком ни тигра, ни льва, так как он уже обладал специфическими признаками более высокой морфологической специализации, нежели у современных видов. Кроме того, в эпоху расцвета численности пещерного льва в Юго-Восточной Азии уже существовал прямой предок тигра, а в Африке и, вероятно, в Передней Азии — предок современного льва. Таким образом, родственные связи пещерного льва с ныне живущими тигром и львом не непосредственные, а более отдаленные и, кроме того, древние — позднеплиоценового возраста.

Тем не менее категорически отрицать присутствие львов африканского типа в плейстоценовой (а тем более в голоценовой) фауне Центральной и Южной Европы при наличии здесь же пещерного льва мы не имеем оснований без детального личного просмотра и изучения фактических находок. Указания об остатках настоящего льва *Felis leo* Linné (syn. *nobilis* Gray) приводятся, например, Вольфом (Wolf, 1938) для 12 пещер

во Франции, 4 — в Италии, 2 — в Англии, 2 — в Чехословакии, 2 — в Венгрии, 1 — в Испании и 1 — в Польше.

Еще менее оснований считать, что настоящих львов не было в плейстоцене на Балканах. В работе по истории териофауны Кавказа (Верещагин, 1959) я указывал, что лев *Panthera* (*Leo*) *leo* L. вселился на Кавказский перешеек лишь в раннем голоцене. Остатки этих львов обнаружены теперь в слоях трипольских или античных поселений на юго-запад-



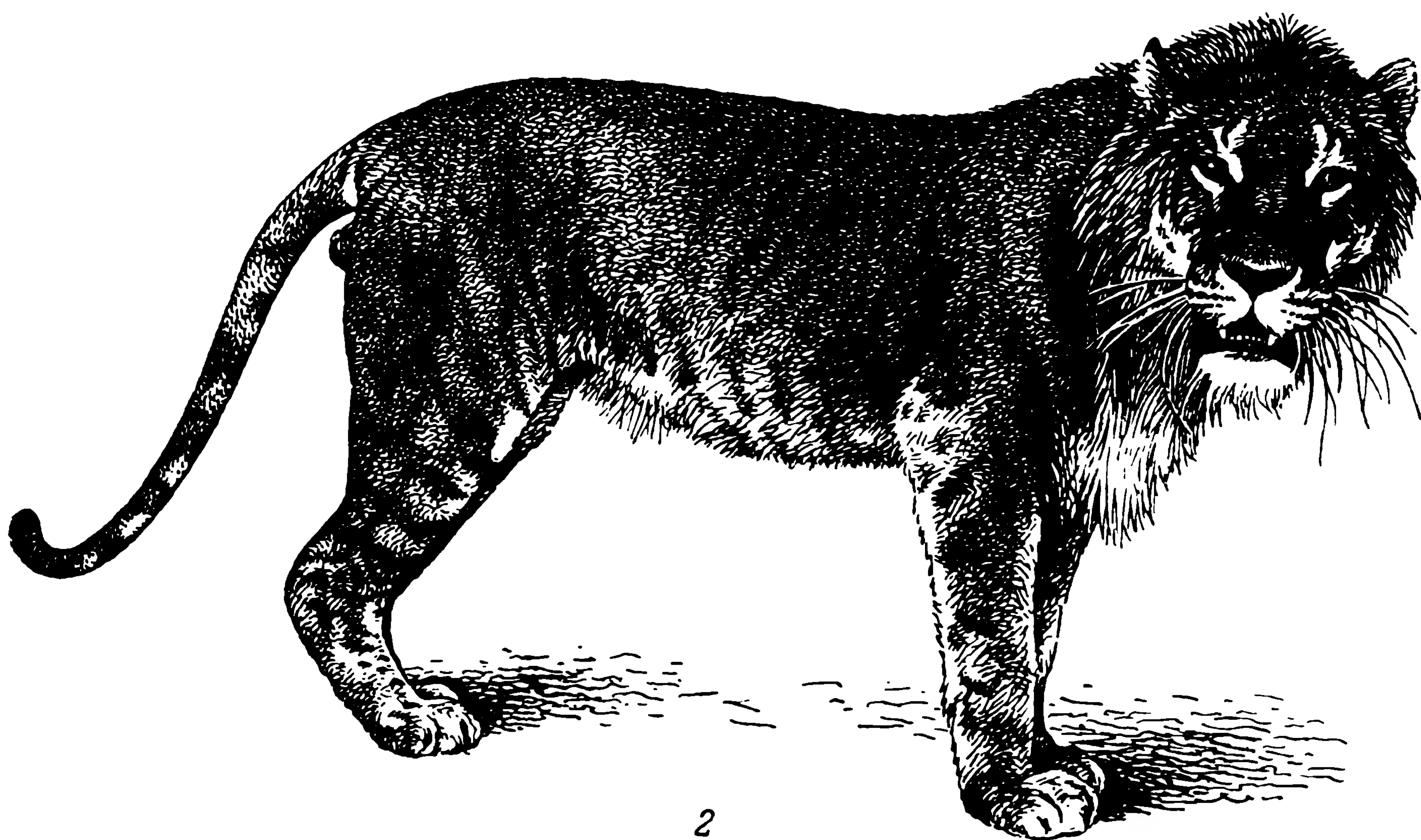


Рис. 26. Помесь льва и тигра (*1*) (по: W. B. Tegetmeier, 1902) и тигролев Аполло, Московский зоопарк, 1939 г. (*2*).

ной Украине (Бибикова В. И., в письме) и известны из античных слоев Ольвии (Громова, 1934). Таким образом, в районе Босфора и Дарданелл связи переднеазиатского и североафриканского ареалов льва с восточноевропейским могут быть, конечно, и плейстоценового возраста.

Что касается тигра, то Вольф признает лишь одно местонахождение остатков этого зверя для Франции — Кантон Джениста, пещера Бизé, но и оно вызывает сомнения.

Описания Бургуньи (Bourguignat, 1879) остатков европейских тигров *Tigris Edwardsiana* и *Felis tigris* Вольф относит в синонимы *Felis spelaea* Goldfuss.

А. К. Векуа (1962б) описал правую ветвь нижней челюсти кота, близкого к тигру — *Panthera* cf. *tigris* — в составе ахалкалакской нижнеплейстоценовой фауны южной Грузии.

По моим исследованиям, оказалось, что это была уже высоко специализированная кошка, величиной с тигра, с сильно редуцированным талонидом M_1 и со слабыми клыками. Малая мощность нижней челюсти, длинная и узкая коронка P_3 с сильно развитыми передним и задним конусами, широкая пятка и воротничок коронки P_4, сильно скошенное назад переднее лезвие протоконида M_1 роднят этот образец с крупным ягуаром — *Panthera* (*Jaguarius*) в большей степени, чем с тигром. Некоторое сходство он обнаруживает с *Felis youngi* Pei из синантроповых слоев Чжоукоудяна (Pei, 1934).

Наконец, Эвер (Ewer, 1965) в сборах Л. Лики из раннечетвертичных слоев «upper Bed II» Олдувея (Восточная Африка) определил левую ветвь нижней челюсти крупного кота также как близкую к тигровой *Felis* cf. *tigris*. Ряд признаков — крупный P_3, слабо выпуклая линия нижнего края челюсти — роднит этот образец с ахалкалакским. Есть, однако, и особые признаки: примитивный крупный талонид M_1, широкий венечный отросток львиного типа и др. Вероятнее всего, что это был также ягуароподобный предок африканского льва или пещерного льва Евразии, но, конечно, не близкий родственник современного тигра.

Итак, палеонтологических материалов для категорических выводов о происхождении и родине пещерных львов пока недостаточно.

Современные зоогеографические данные показывают между тем обилие видов кошек в тропиках и типичную «пирамиду чисел» с удалением от экватора. Таким образом, естественно возникает вопрос: считать ли современных кошек, обитающих в высоких широтах, местными реликтами теплых миоцено-плиоценовых эпох или адаптирующимися к холоду вселенцами, проникшими из тропиков к северу в постплиоценовые эпохи похолоданий и потеплений? Особое разнообразие видов кошек наблюдается в Юго-Восточной Азии, что, казалось бы, дает основание считать, что там-то и был центр их происхождения, откуда они и могли расселяться на север. Расселение некоторых видов кошек, например хауса, бенгальского кота, тигра, в послеледниковую эпоху к северу подтверждено и палеонтологическими материалами (Верещагин, 1959). Было ли, однако, такое расселение первичным или повторным, в связи со сдвигами климатических и ландшафтных зон в плейстоцене — не всегда ясно.

Новейшие сведения по истории ландшафтов и териофауны севера Европейской России и Якутии позволяют между тем думать, что плиоценовая, теплолюбивая, териофауна преобразовывалась в плейстоценовую, мамонтовую, в субарктической зоне Палеарктики преимущественно на месте. Плейстоценовые вселения видов с юга носили явно подчиненный характер.

Поэтому плейстоценового льва уместно вести не от южных тропических кошек, а от предка, существовавшего в позднегиппарионовой фауне на широких пространствах северной Палеарктики.

Этот предок пока еще неизвестен из-за существовавшей низкой численности его популяций и плохой изученности позднегиппарионовых фаун на субарктических территориях. Косвенным подтверждением таких соображений является непрерывность генетических стволов северных слонов от рода *Archidiskodon* до рода *Mammuthus*, лошадей рода *Equus*, бизонов родов *Platibison* и *Bison* и оленей родов *Cervus*, *Megaceros*, *Alces*, эволюция которых проходила именно здесь — на широких пространствах северной Палеарктики и Неарктики. В применении к генезису плейстоценовых котов это дает еще основание считать, что северная половина

Голарктики имела для последних обильную кормовую базу. Многотысячные стада копытных могли прокормить не только волков, пещерных гиен, последних махайродов и весьма обычных плиоценовых рысей — *Felis issiodorensis* Croiz. et Job., но и сверхкрупного представителя подсемейства *Pantherinae*.

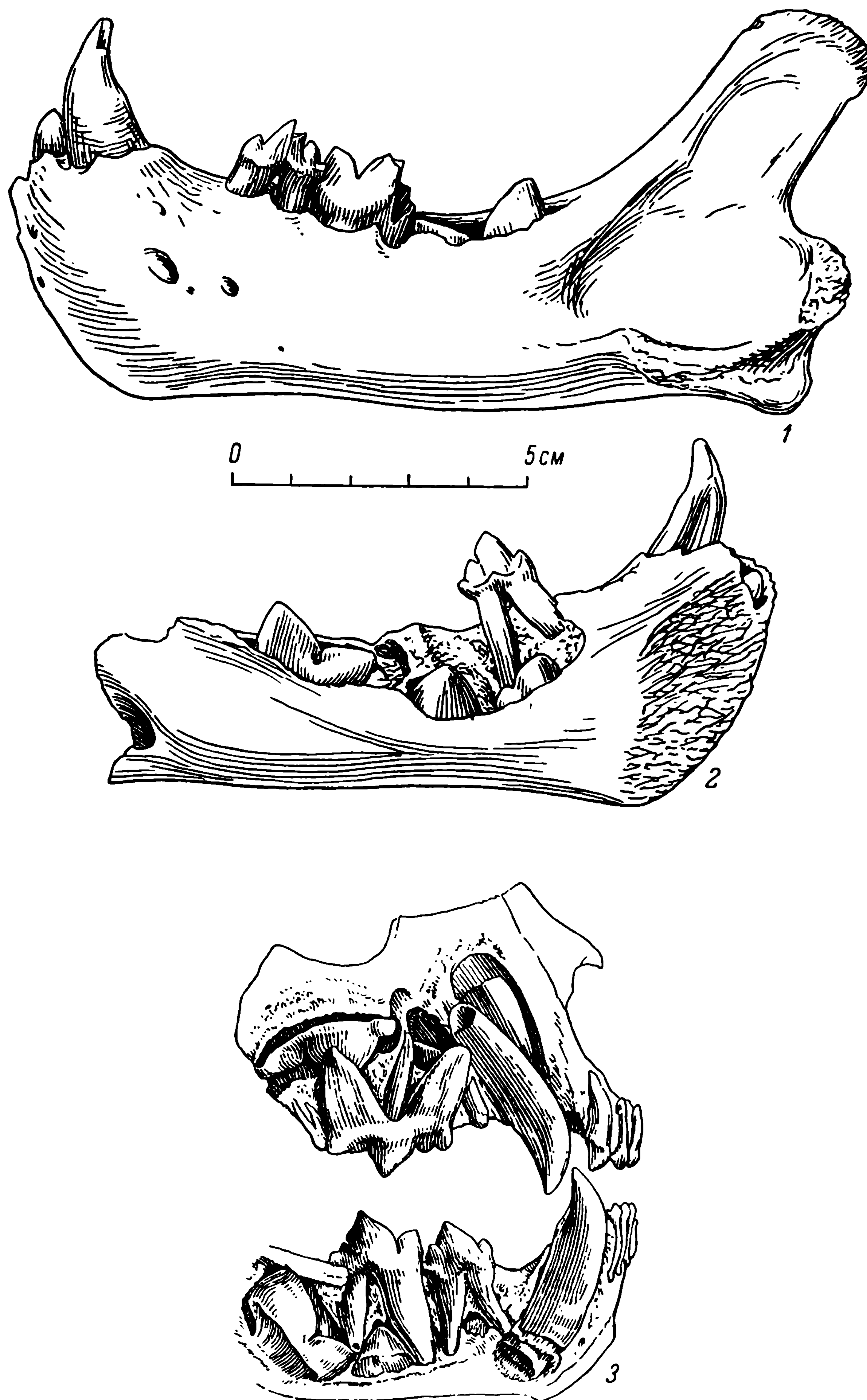


Рис. 27. Челюсти молодых львов на стадии смены коренных зубов.

1—2 — пещерные львы, Кавказ, битумы Бинагадов; *3* — смена зубов у льва (из: Blainville, 1864).

Отсутствие находок остатков львов в отложениях древнее позднего плейстоцена в Северной Америке, т. е. в слоях эпох Irvingtonian и Blancan, позволяет думать, что пещерные львы Америки являлись там позд-

ними — верхнеплейстоценовыми — вселенцами из Евразии. Косвенным подтверждением такой миграции является гигантизм американских зверей, характерный для окраин ареала (об этом см. далее).

Возрастная, половая и индивидуальная изменчивость

Черепа и скелеты молодых пещерных львов формировались, по-видимому, по общему плану онтогенетических преобразований у кошачьих.

В нашем материале оказалось только 4 экземпляра нижних челюстей от 4 львят на различных этапах прорезки M^1, свидетельствующих о том,

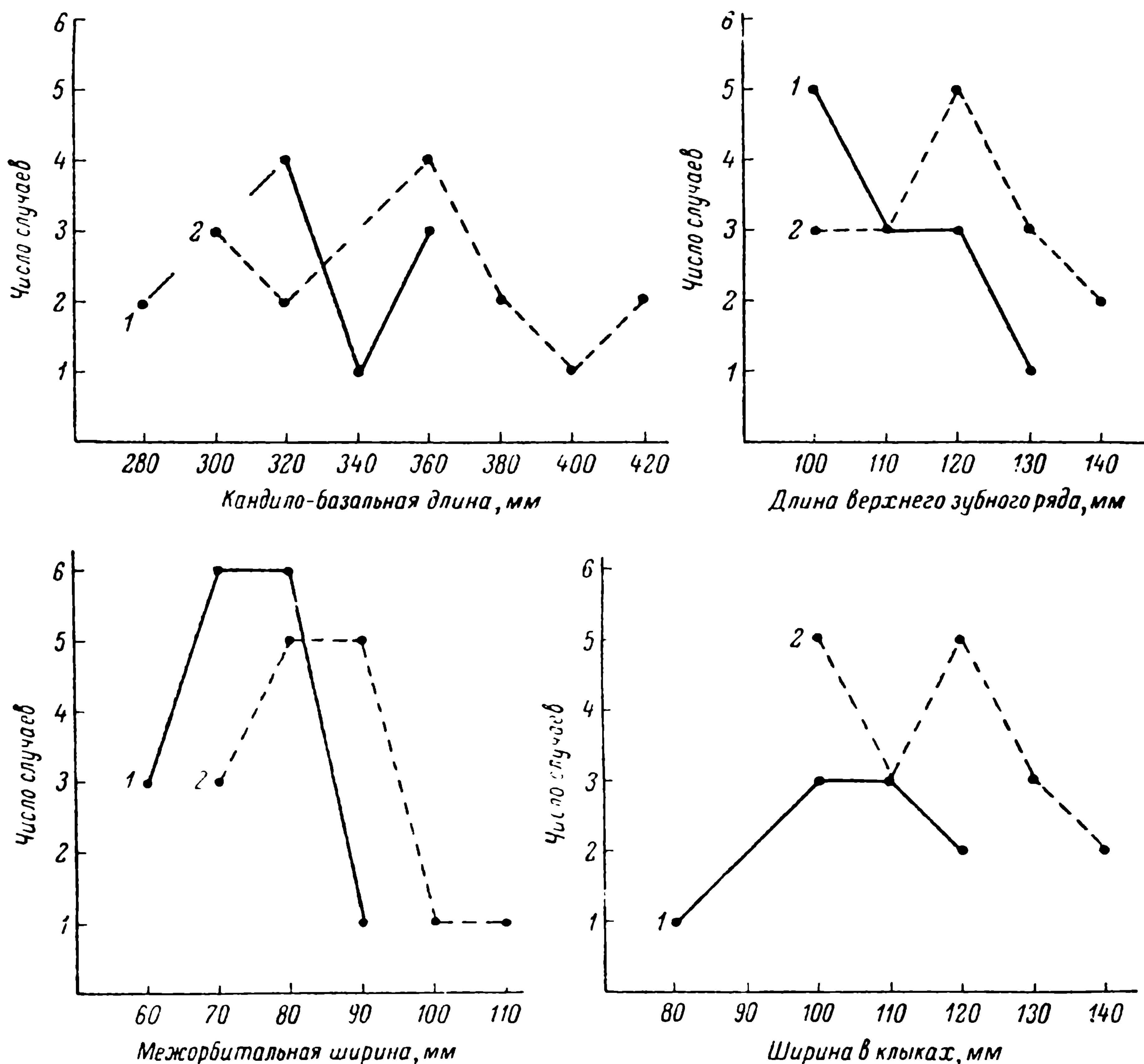


Рис. 28. Вариации некоторых промеров черепа у пещерных львов Евразии (*1*) и Северной Америки (*2*).

что процесс смены молочных зубов шел у этих зверей сходно с львиным (рис. 27). В осевом черепе по мере роста и старения зверя происходило разрастание и выгибание скуловых дуг в стороны, удлинение височного перехвата и формирование сдавленной мощной височной мускулатурой небольшой мозговой коробки с выдающимися сагиттальным и затылочными гребнями. Выпуклый у полувзрослых экземпляров профиль морды и мозгового черепа по мере старения зверя спрямлялся.

Половой диморфизм в черепах пещерных львов выражался, по-видимому, в тех же величинах и пропорциях, что и у современных львов и тигров.

К самкам в нашем материале были условно отнесены черепа небольшие, короткие, с коротким височным перехватом, с относительно слабыми, не массивными клыками (рис. 1; табл. II, VI).

Наибольший размах вариабельности размеров и пропорций был характерен для индивидуальной изменчивости пещерных львов, как евразийских, так и американских. Это отчетливо видно на калифорнийской (Ранчо Ля Бреа) серии, примерно одновозрастной в геологическом смысле. Такая изменчивость, по мнению американцев (Merriam a. Stock, 1932), даже превосходила географическую изменяемость (об этом см. далее).

Для показа индивидуальной изменчивости и географической изменяемости даем графики вариаций некоторых промеров черепа (рис. 28).

Географическая изменяемость и вопросы номенклатуры

Изменчивость признаков плейстоценовых львов в пространстве, т. е. географическая изменяемость, еще плохо изучена. Западноевропейские львы были, как правило, в массе крупнее восточноевропейских и сибирских (рис. 29), но и среди сибирских попадаются гигантские экземпляры. Возможно, здесь будет прослежена со временем закономерность, противоположная той, которая наблюдается в размерах современных бурых медведей, достигающих крупнейшего роста в приморских областях севера Тихого океана и относительно мелких в Европе и в континентальных районах Азии и Северной Америки.

Западноевропейские авторы, а из русских А. Н. Рябинин (1919), считали, что в Европе обитает по крайней мере три расы пещерного льва, а в Сибири, вероятно, своя, сибирская раса: *Felis spelaea spelaea* Goldfuss — Западная Европа; *F. leo* var. *spelaea* Goldfuss — Европа, Восточная Европа, Западная Сибирь; *F. spelaea Edwardsi* Boule — Западная Европа (форма, близкая к тигру!); *F. spelaea* var. *sibirica* Freudenberg — Сибирь (предположительно).

Ни обособленного ареала, ни четких различий в морфологических признаках эти формы, по-видимому, не имеют. При отсутствии хороших серий черепов из разных участков ареала следует пока воздержаться от обзора материалов с такой целью.

Уже Давкинс и Санфорд (Dawkins a. Sanford, 1866) считали американского *Felis atrox* Leidy синонимом *Felis spelaea* Goldfuss Европы.

О сходстве евразийских и североамериканских плейстоценовых кошек *Felis spelaea* и *Felis atrox* высказывались снова в 1932 г. Мериэм и Сток (Merriam a. Stock, 1932). Они писали следующее: «Если мы сравним черепа *F. leo spelaea* из плейстоцена французских пещер и Уральских гор с серией образцов из Ранчо Ля Бреа (Калифорния), станет очевидным, что первые близки в среднем друг к другу много больше, чем крайние черепа из асфальта Калифорнии». И далее (стр. 190) «. . .имеется не только близость в размерах, но также и значительное сходство в структурных деталях между американским и евразиатским типом. . . Сравнение структурных деталей коронок отдельных зубов еще более существенно усиливает сходство между *Felis atrox* и *F. spelaea*. В последнем верхние и нижние резцы имеют более длинные конусы, чем у наших кошек из асфальта. Корни же нижних резцов приближаются к имеющимся у *F. atrox*».

Логическим следствием таких заключений должно было быть признание наличия всего одного вида большого плейстоценового кота для Голарктики, т. е. *Panthera* (*Leo*) *spelaea* Goldfuss, 1810, с американским подвидом — *Panthera* (*Leo*) *spelaea atrox* Leidy, 1853. Авторы упомянутой монографии не сделали этого либо из патриотических соображений, либо сознавая недостаточность скелетных сравнений для категорических выводов. Уважительным доводом к оставлению самостийного наименования для американского льва могут служить реальные видовые различия между

живущими ныне американскими и евразийскими зверями, например лисицами, черными медведями, выдрами, барсуками, лосями и бизонами.

При попытках детального сравнения размеров и индексов черепов популяций европейских, сибирских и североамериканских плейстоценовых львов выясняется безусловный гигантизм зверей верхнего плейстоцена Северной Америки (см. графики рис. 28).

Американцами описано четыре подвида ужасных львов, которым, в сущности, нельзя придавать сколько-нибудь серьезное систематическое и стратиграфическое значение:

Felis atrox atrox Leidy — плейстоценовое захоронение Химрик (Hemrec), Миссисипи; *F. a. imperialis* Leidy — плейстоценовый гравель долины Ливермор, Калифорния; *F. a.* var. *bebbi* Merriam, гигантский экземпляр с кондило-базальной длиной 395 мм, длиной коронки P^4 43 мм и коронки M_1 34 мм — плейстоценовые асфальты Ранчо Ля Бреа, Калифорния; *F. a. alaskensis* Frick (nomen nudum) — плейстоценовые слои у Фербенкса на Аляске.

При новых обильных находках такой формализм в системе можно будет либо развить, либо ликвидировать на основе реальных фактов географической изменчивости.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ВОЗРАСТ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ И ВРЕМЯ УГАСАНИЯ ПЕЩЕРНЫХ ЛЬВОВ

Выше уже указывалось, что костные остатки пещерного льва начинают обнаруживаться в Евразии в слоях раннего плейстоцена (Тирасполь, Зюссенборн, Красный Краг). Эти остатки становятся наиболее обычными в среднеплейстоценовом аллювии переуглубленных долин рек Русской равнины и в аллювии речных долин Западной и Восточной Сибири. В верхнеплейстоценовых покровных суглинках и в овражном делювии Русской равнины вне связи с палеолитическими стоянками остатки пещерных львов обнаруживаются очень редко. Чаще их находят здесь в слоях стоянок верхнепалеолитических (ориньякских—мадленских) племен. В пещерных и открытых палеолитических местонахождениях остатки пещерных львов встречаются с эпохи нижнего палеолита — ашеля — вплоть до конца верхнего палеолита — мадленских и азиль-тарденуазских слоев.

Для Западной Европы (преимущественно ГДР и ФРГ) предложено такое стратиграфическое распределение находок остатков пещерного и обыкновенного львов (Ditrich, 1969).

Древнейший плейстоцен	Тегелен.
Древний плейстоцен	Мауер, Мосбах, Дехенхоле.
Средний плейстоцен	Штейнгейм, Висельбах, Мюхельн, Корнсдорф, Козен.
Поздний плейстоцен:	
Эемское потепление	Таубах, Биргтонна, Фобен, Каннштадт, Рабутц.
Интерстадиал W_1—W_2 (Риксдорфер — горизонт)	Берлин и окрестности.
Раннее Вейхселевское похолодание	Лаихтендт, Фрейбург, Оберрон.
Позднее Вейхселевское похолодание	Тиде, Севекенберг у Кведлинбурга, Вестерегельн, Ротербург у Заальфельда, Политц у Кострица, Галенрейтерхоле.

Пятьдесят лет тому назад А. Н. Рябинин (1919) считал, что в пределах России находки остатков львов «не поднимаются севернее границы эрратических валунов», а в стратиграфическом смысле не встречаются позднее «вюрмского периода».

По материалам и представлениям Громова (1948), остатки пещерных львов встречаются в слоях палеолитических стоянок Русской равнины с мустье до мадлена—азиля; в Крыму с нижнего мустье до азиля; на Кавказе — в позднем палеолите; в Сибири — в позднем палеолите.

В Передней Азии — Сирии, Ливане, Палестине — остатки пещерных львов (иногда, вероятно, принадлежавшие азиатскому льву!) обнаруживались в слоях пещер с ашеля до начала мезолита (Picard, 1937). В этих местах их было особо трудно отделить от львиных.

Наиболее поздние, судя по типу сохранности костного вещества, фрагменты черепа пещерного льва известны мне из делювиальных суглинков долины Днестра близ Тирасполя (экземпляр Одесского палеонтологического музея). Из пещер и открытых стоянок неолитических и позднейших слоев остатки львов в Евразии пока неизвестны. Исследованы между тем многие сотни тысяч костных фрагментов. По-видимому, пещерный лев почти повсеместно вымер здесь к началу послеледниковой эпохи — к голоцену.

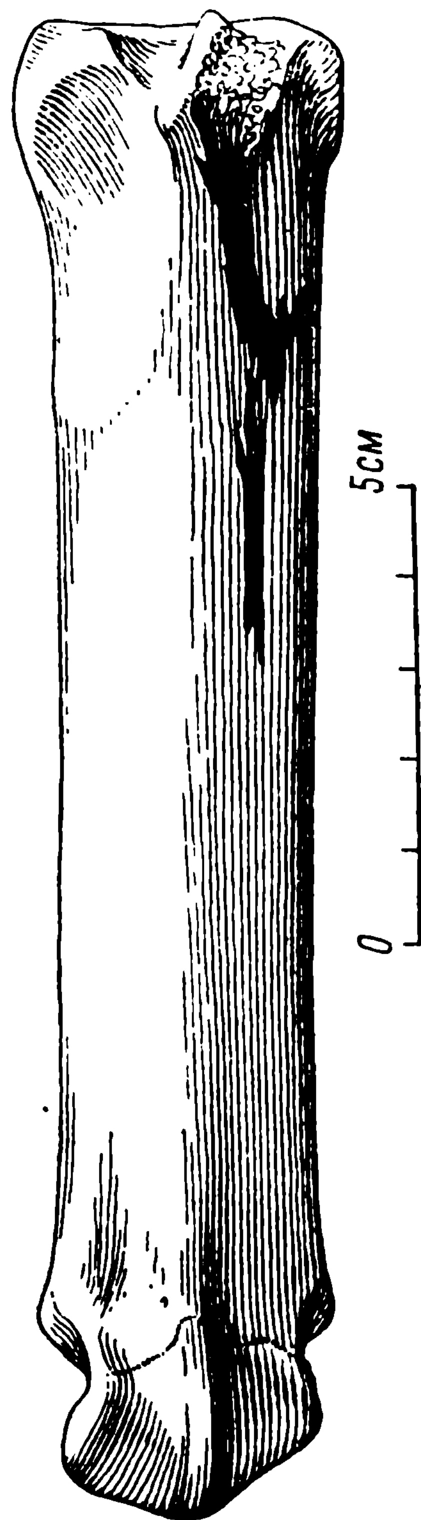


Рис. 29. Третья плюсневая кость гигантского пещерного льва, Ест.-ист. музей, Прага.

Предположения некоторых палеонтологов (Громова, 1932; Громов, 1948) о том, что пещерный лев на юге Восточной Европы дожил якобы до века бронзы, не подтверждены палеонтологическими материалами. Эти предположения были основаны на находках скульптурных золотых изделий с изображениями львов у греко-скифских мастеров, находимых в скифских курганах Украины и Предкавказья. На самом деле греки и скифы изображали настоящих европейско-азиатских львов (Верещагин, 1959).

Особый интерес представят в будущем фрагменты истории пещерного льва в Центральной Азии. Здесь, на сухих и малоснежных плоскогорьях Забайкалья, Монголии и Тибета, сохранилась до наших дней почти полная плейстоценовая группировка копытных, в которую входили лошадь, кулан, верблюд, северный олень, изюбрь (в Забайкалье и на Алтае), сайгак, дзерен, сибирский козерог, архар, голубая овца и як (в Тибете). Еще в раннем средневековье — при гуннах — в Прибайкалье обитали даже бизоны. К исторической эпохе эта насыщенная копытными видами группировка осталась практически без давления со стороны крупных хищников, если не считать волков и живших по камышам озер немногих тигров. Людское население здесь также было относительно редким. В этой связи большой специальный интерес представит пересмотр и переоценка изображений «сцен борьбы» хищников в сибирских золотых и бронзовых вещах эпохи бронзы и раннего железа, а также в древнекитайских рисунках и скульптурах. Не исключено, что там среди изображений крупных кошек, относимых ранее к тигру, льву и барсу, окажутся и изображения последних пещерных львов.

В Северной Америке остатки ужасного льва обнаруживались до сих пор лишь в верхнеплейстоценовых отложениях Illinoian—Wisconsin. Наиболее древними являются, возможно, костеносные слои у Фербенкса на Аляске, датируемые 21 300 лет. Классическим местонахождением являются асфальтовые ямы Rancho La Brea в северной Калифорнии, датируемые ранее предположительно в пределах 50—40 тысячелетий, а теперь 15—13 тысячелетиями до наших дней. Сходный абсолютный возраст имеют и некоторые другие местонахождения в пещерных отложениях,

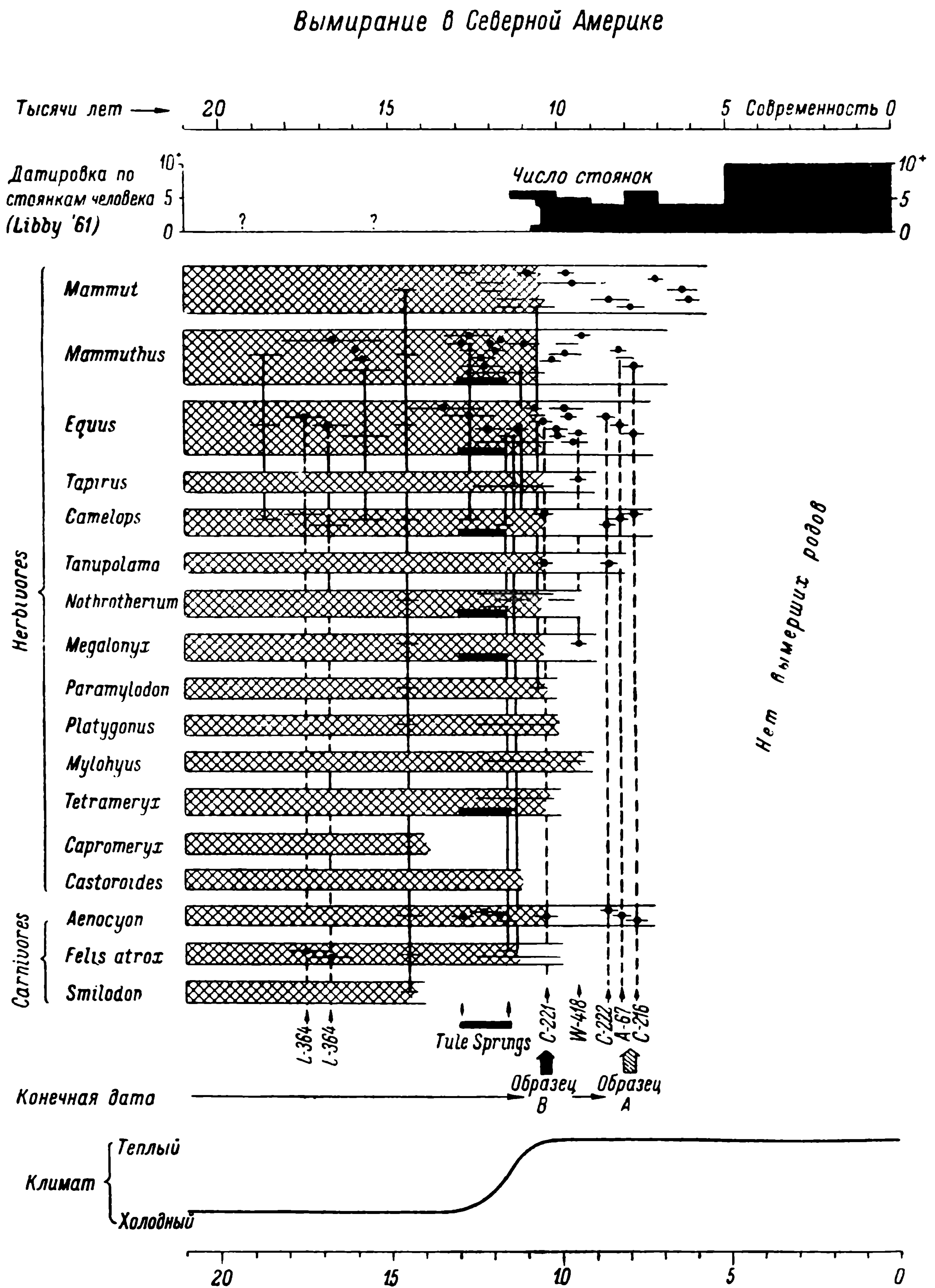


Рис. 30. Радиокарбоновые датировки вымирания позднеплейстоценовых млекопитающих (в том числе и пещерного льва) в Северной Америке (по: Martin, 1967).

например пещера Wilson Butte в Идаго — 15 500—14 500 лет и пещера Ventana в Аризоне — 11 300 лет (Martin, 1967).

Угасание этого зверя в Новом Свете, вероятно, несколько запоздало по сравнению с Евразией. Косвенное подтверждение этому можно усмотреть в более длительном существовании там ряда плиоцено-плейстоценовых пережитков — смилодонов, милодонов-мегатериев, мастодонтов, оленелосей, а также в более позднем проникновении в Новый Свет человека. Как теперь выяснено, вымирание ужасного льва в Северной Америке примерно совпадает со временем исчезновения многих крупных членов тамошней мамонтовой фауны — мамонтов, нотротериев, парамилодонов, лошадей, тапиров, лесных пеккари, верблюдов, кустарниковых быков, гигантских бобров и саблезубых кошек. Для центрального Техаса Ланделиус (Lundelius, 1967) помещает местонахождение Кинкейд Шельтер в срок между 10 000 и 10 900 лет от наших дней. Близкую дату вымирания по датировке C^{14} для *Felis atrox* приводит Мартин (Martin, 1967) — 11 000 лет от наших дней (рис. 30).

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Итак, пещерный лев обитал на огромной территории северной половины Евразии — от Британских до Новосибирских островов и на западной части Северной Америки. По сводке Вольфа (Wolf, 1938), теперь уже устаревшей, пещерные местонахождения остатков этого вида в Европе и Северной Африке распределяются следующим образом: Англия — 30; Бельгия — 15; ГДР и ФРГ — 26; Швеция — 4; Франция — 51; Испания — 8; Италия — 20; Монако — 1; Австрия — 4; Чехословакия — 11; Венгрия — 6; Польша — 2; Румыния — 2; Алжир — 5; Сирия — 2.

Особый интерес в связи с учением о ледниковом периоде и о трансгрессиях в районе Балтийского моря представляют находки остатков пещерных львов в Швеции. Очевидно, что в Скандинавию этот лев мог забираться лишь в межледниковые эпохи, расселяясь через Ютландский перешеек или через проливы по льду. Менее вероятен путь с юго-востока через Карелию и Финляндию, на территории которых известны только единичные находки остатков мамонтов.

В Восточной Европе северная граница распространения льва проходила в межледниковые эпохи, вероятно, в области современной лесотундры, хотя остатков отсюда пока и не найдено. На Северном Урале крайней известной точкой является Медвежья пещера в верховьях р. Печоры. На Ямале и Таймыре львиных костей не найдено, но при обилии остатков крупных зверей мамонтовой фауны можно не сомневаться, что эти хищники водились и там. Далее на восток имеются находки из низовьев Оленёка, Лены и с Новосибирских островов, свидетельствующие о том, что область обитания пещерных львов простиралась в эпохи четвертичных регрессий мирового океана далеко в пределы современного мелководья северных морей. В пределах Якутии находок много по долинам рек. С Чукотского полуострова и с Камчатки сведений пока не имеется.

В средней полосе Европы пещерные львы обитали повсеместно. В Чехословакии такие находки костей весьма обычны (рис. 31).

В современной Польше пещерные местонахождения остатков львов известны с Краково-Вилюнской возвышенности, Судет и Татр, а из открытых местонахождений — в Силезии, Великой Польше и Померании. В геологическом смысле датированы они все плохо. Особый интерес представляет находка остатков львов в Магурской пещере в Высоких Татрах на современной абс. высоте 1460 м (Kowalski, 1959). Наивысшая известная мне точка обнаружения остатков львов находится ныне на

уровне 1750 м в верховьях Риона на Кавказе — пещеры Кударо I—III. На юге граница распространения пещерного льва проходила где-то в области Средиземноморья — по Северной Африке и в Передней Азии, а далее к востоку шла через Тянь-Шань, южную Сибирь, Алтай и Забайкалье в Амурский край (рис. 32). Не обнаружено пока достоверных остатков пещерных львов на юге Средней Азии и, по-видимому, в Афганистане и Пакистане. В Южном Приморье нашими раскопками в пещерах долины

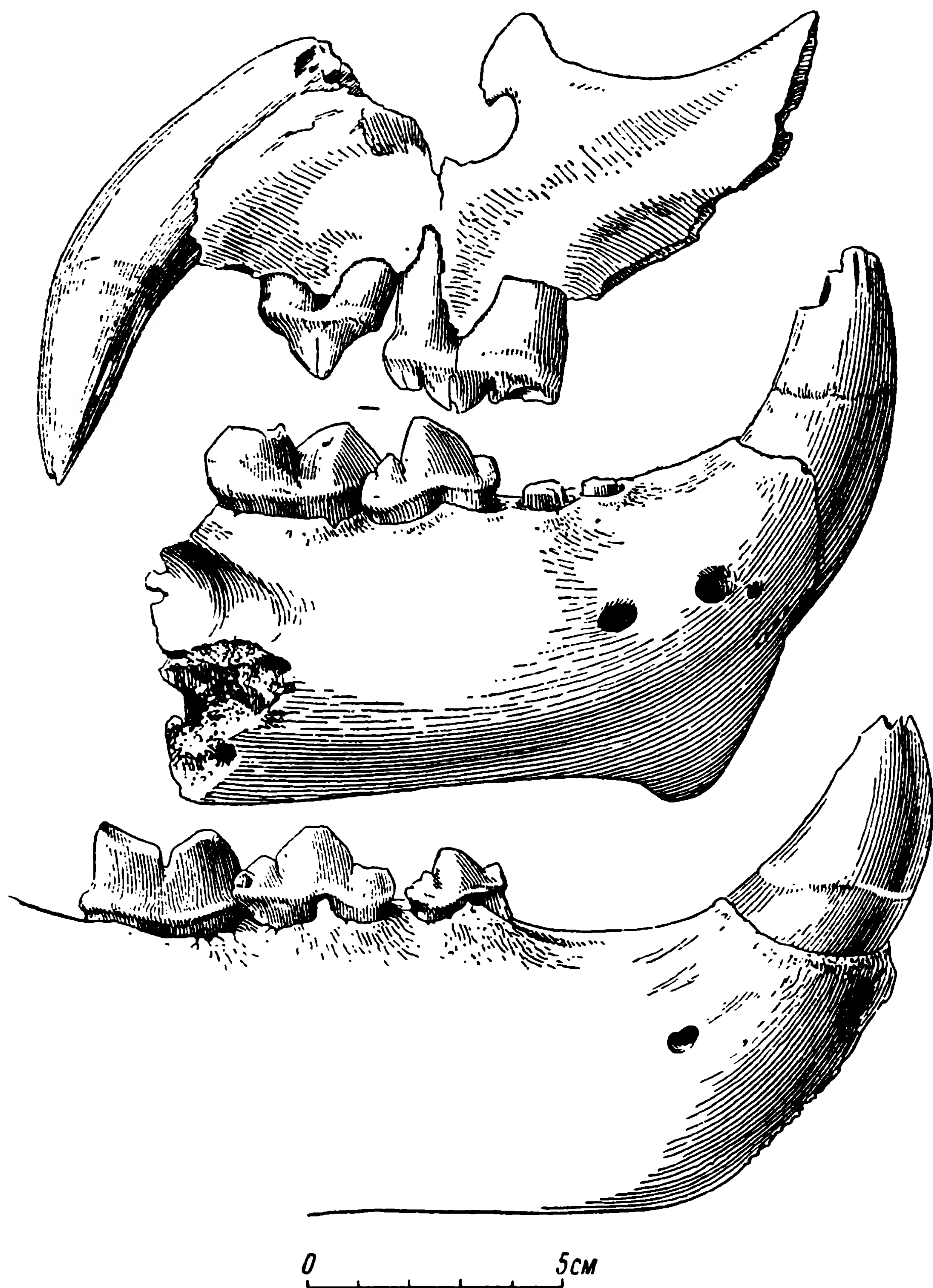


Рис. 31. Фрагменты верхней и нижних челюстей пещерных львов из плейстоцена Чехословакии, Ест.-ист. музей, Прага.

Сучана (Верещагин и Оводов, 1968) обнаружены преимущественно остатки настоящих тигров *Panthera* (*Tigris*) *tigris* L., но попадаются и единичные фрагменты челюстей и зубы, которые уверенно отнесены и к пещерному льву. В пределах СССР Южное Приморье является пока единственным местом в СССР, где обнаружены остатки позднеплейстоценовых тигров.

В прежней Маньчжурии краеведы, геологи и палеонтологи неоднократно указывали на наличие остатков какой-то крупной кошки в четвертичных отложениях этой страны, приписывая их обычно тигру *Felis tigris* (Loukaschkin, 1933). В Северном Китае из среднеплейстоценовых слоев пещер Чжоу-Коу-Дянь (орудия эпохи синантропа) описаны остатки

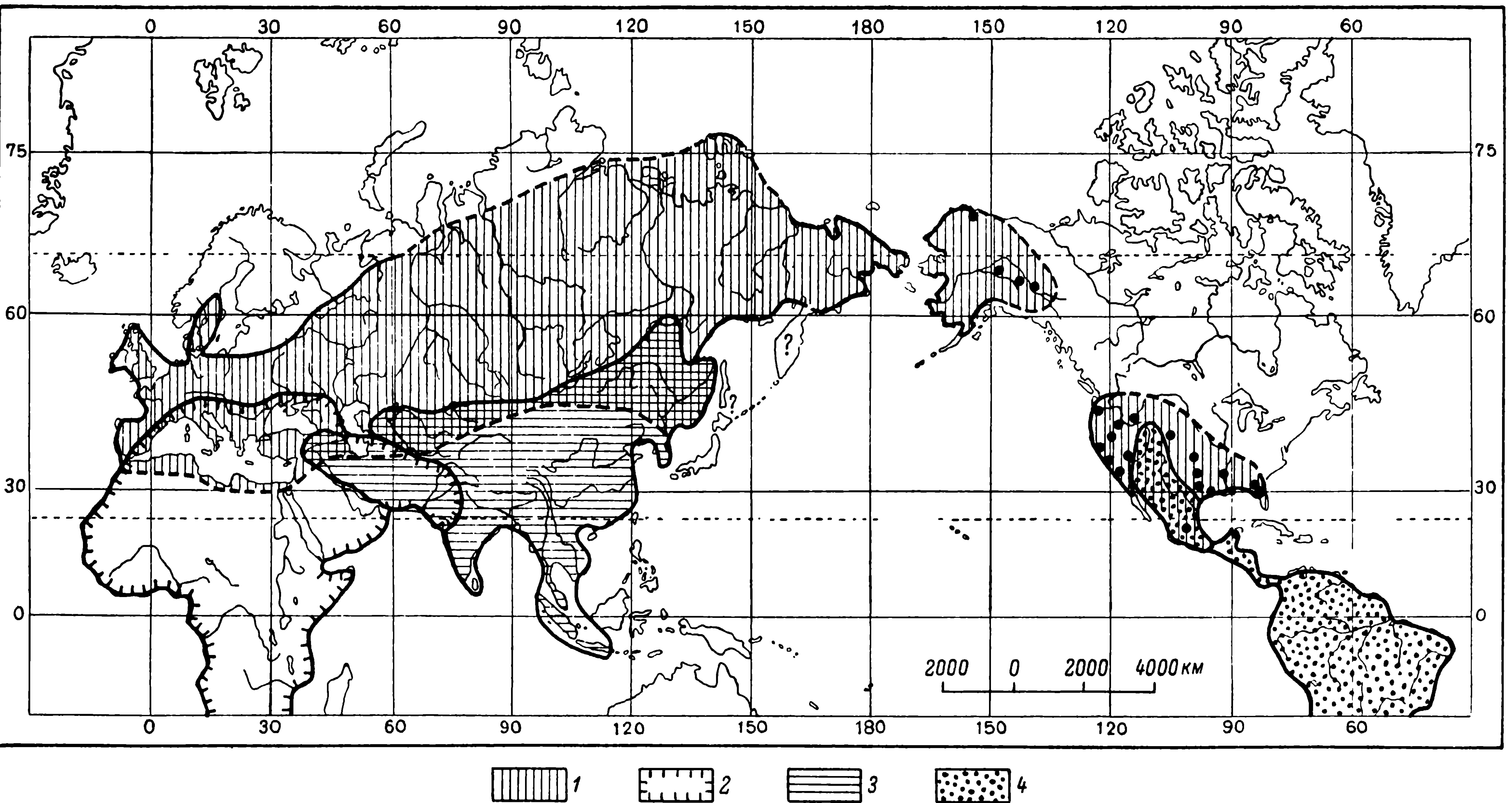


Рис. 32. Распространение крупных кошек.

1 — пещерный лев; *2* — лев; *3* — тигр; *4* — ягуар.

тигра и другой кошки *Felis youngi* Pei, «близкой к пещерному льву Европы» (Pei, 1934). Действительно, строение нижней челюсти, и особенно M_1 с бугорком на лингвальном краю коронки и выпуклый щечный край коронки P^4 позволяют отнести остатки кота Янга к виду, резко отличному от тигра и похожему либо на крупного ягуара, либо на пещерного льва Евразии. Позднетретичные и раннечетвертичные остатки крупных кошек из Китая определялись как тигровые (Hooijer, 1947).

В Северной Америке остатки ужасного льва *Felis atrox* Leidy обнаружены от Аляски до Мексики. Лучшая серия черепов и скелетов, по крайней мере от 76 особей, собрана в асфальтах Северной Калифорнии, близ Ранчо Ля Бреа (Merriam a. Stock, 1932). Львы обитали здесь в составе очень богатой фауны, содержавшей саблезубых тигров, медведеволков, гигантских ленивцев, лошадей, верблюдов, оленей, бизонов. На карте у упомянутых авторов (стр. 224) показано семь пунктов находок остатков пещерного льва — все в западных штатах: Вашингтон — 1; Орегон — 1; Невада — 1 и Калифорния — 4. На Аляске в 1964 г. была обнаружена правая нижняя челюсть пещерного льва в аллювии близ устья Лост Чиккен Крик среди костей лошадей — *Equus niobarensis alaskae* Hay, *Equus sp.*, бизонов — *Bison bison* L., *Bison sp.*, оленей — *Rangifer arcticus* Richardson, *Rangifer* sp., *Cervus* sp., слонов — *Elephantidae* (Whitmore a. Foster, 1967). Челюсть несет все характерные признаки пещерного льва. Ранее остатки этого льва указывались Фриком (Frick, 1930) из плейстоценовых слоев близ Фербенкса.

В Канаде находок очень мало. Куратор Палеонтологического отделения Национального музея в Оттаве Ч. Харингтон сообщил мне, что ему известна лишь одна находка — в бассейне р. Юкон (рис. 32).

В целом создается уверенность, что пещерный лев мигрировал из Евразии в Америку в позднем плейстоцене.

ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ ПЕЩЕРНЫХ ЛЬВОВ В СССР

Местонахождения остатков пещерных львов на равнинах и в горах удобнее всего рассмотреть по бассейнам и долинам рек с запада на восток. Далее перечислены преимущественно образцы, просмотренные, зарисованные и промеренные автором.

Бассейн Прута и Серета. Грот Старые Друиторы. Палеолитическая стоянка под навесом берегового обрыва известняка 3-й (?) надпойменной террасы Прута. Мустьерские слои, Q_2—Q_3 [1]: правая нижняя челюсть с коренными зубами, без клыка и резцов; правая плечевая, без эпифизов (обгрызены); лопатка левая, обломанная; правая лучевая, верхний эпифиз; правая локтевая; четвертая пястная; вторая пястная; две вторые фаланги передней лапы; обломок подвздошной; три пяточные (2 правых, 1 левая); левая таранная; первая плюсневая; третья плюсневая; вторая фаланга задней лапы (№№ 743—751, колл. Инст. зоол. АН Молд. ССР, Кишинев). Преобладающая группировка по добыче древних охотников: лошади, северные олени, благородные олени, бизоны.

Река Серет, Синяково, пещера, Q_2: один зуб — M_1 (Инст. зоол. АН УССР).

Бассейн Вислы. Река Вишня, Рудки, аллювий, Q_2: два фрагмента осевого черепа (№ 574, Львовский ест.-ист. музей, рис. 33) (Татаринов, 1969).

---

[1] Геологическая датировка, т. е. стратиграфические символы антропогеновых слоев (Q_1—Q_4), даны здесь и далее по геологическим, археологическим и органолептическим показателям.

Бассейн Днестра. Тирасполь. Нижняя гравийная толща 5-й (?) надпойменной террасы левого берега Днестра, Q_1: левая бедренная (№ 301); фрагмент плечевой кости (№ 302, АН Молд. ССР); большая берцовая (№ 29419, ЗИН); разбитый череп (Моск. геол.-разв. инст.).

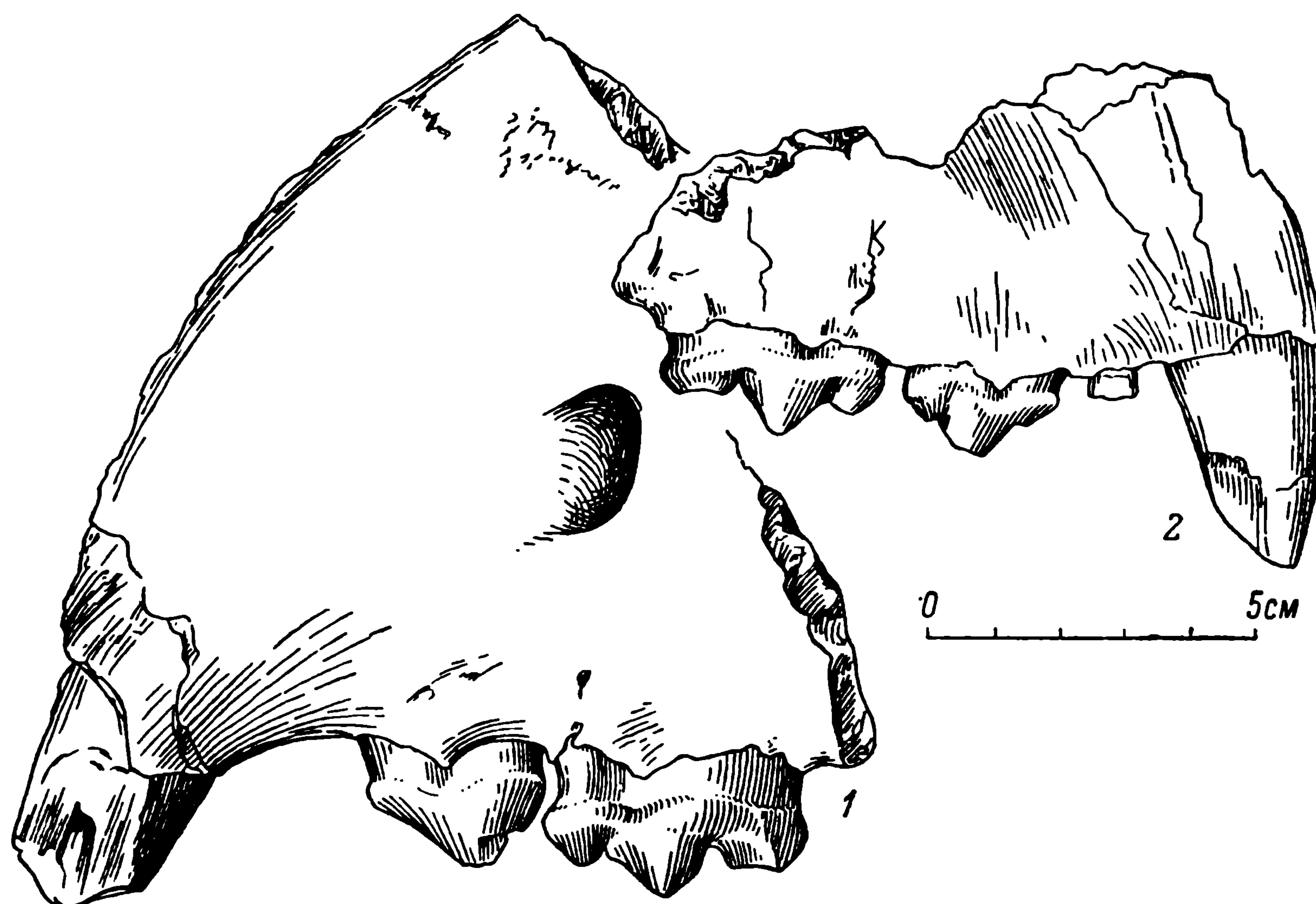


Рис. 33. Фрагменты верхних челюстей пещерных львов.

1 — Рудки, бечевник Днестра, № 574 Ест.-ист. музей, г. Львов; *2* — покровные суглинки у Тирасполя, № 3000 Палеонтол. музей, Одесса.

Савицкое, Гроссулово, ожелезненные пески, Q_2: верхняя и нижняя челюсти (Pavlow, 1908).

Стоянка Выхватинцы, нижний палеолит, Q_2: девять костей скелета (Кишиневский краеведч. музей); обломок плечевой (№ 25978, ЗИН).

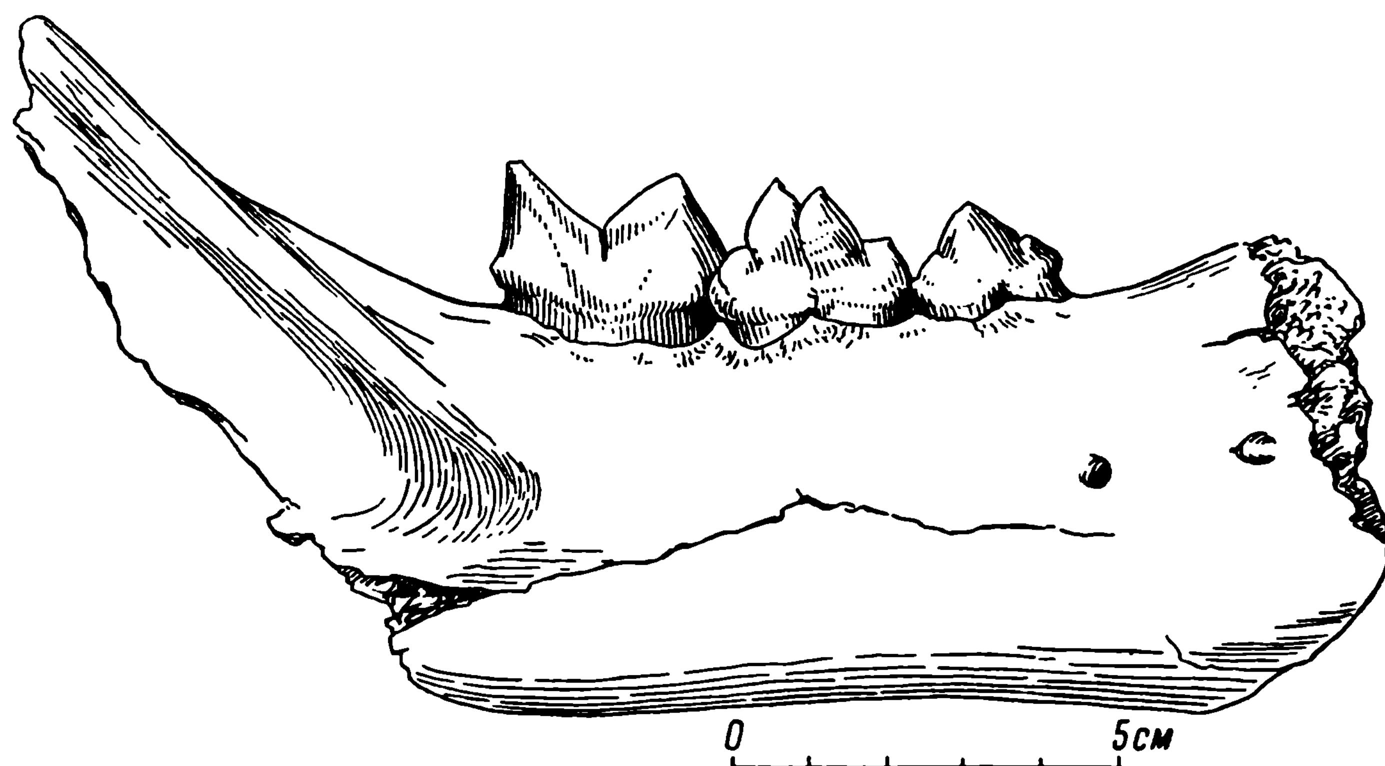


Рис. 34. Фрагмент нижней челюсти пещерного льва, г. Кременчуг. Инст. зоол. АН УССР, Киев.

Основная группировка: мамонты, носороги, лошади, олени, козы, бизоны.

Тирасполь. Покровный делювий левого берега Днестра, Q_3: фрагменты осевого черепа (№ 3000, Палеонт. музей Одесского унив.).

Окрестности Одессы, делювий, Q_3 и пещерные отложения, Q_3: обломки челюстей, зубы (№ 1138, ЗИН).

Бассейн Днепра. Река Днепр, Кременчуг, аллювий Q_2: фрагмент нижней челюсти (Инст. зоол. АН УССР) (рис. 34).

Стоянка Кодак, средний палеолит, Q_2—Q_3: фрагмент нижней челюсти (Инст. зоол. АН УССР) (рис. 35).

Река Десна, Чернигов, аллювий, Q_3: осевой череп (№ А-34, Краеведч. музей г. Чернигова).

Стоянка Кирилловская под Киевом, верхний палеолит, Q_3: верхние челюсти, бедренная кость (№ 3668, Инст. зоол. АН УССР). Основная группировка и добыча охотников: мамонты, лошади, северные олени.

Малая Иловица, пещера, Q_3: фрагмент правой нижней челюсти (Львовский ест.-ист. музей).

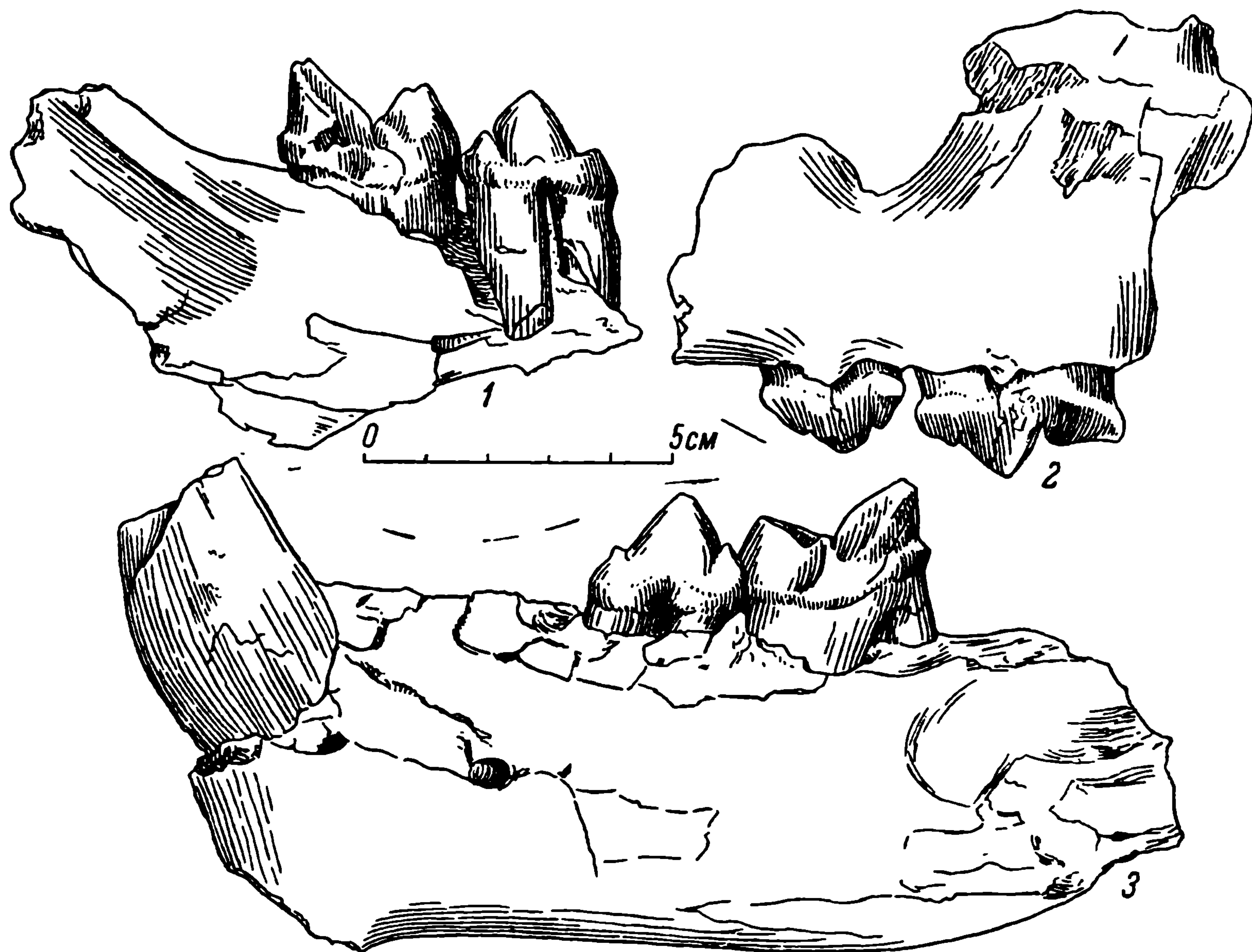


Рис. 35. Фрагменты челюстей пещерных львов из мустьерской стоянки Кодак. Инст. зоол. АН УССР, Киев.

Горный Крым. Пещера Шайтан-Коба, мустьерские слои, Q_3: клык, запястная (№ 15981, ЗИН).

Пещера Сюрень I, верхний палеолит (ориньяк), Q_3: левый верхний клык.

Пещера Сюрень II, азиль: первая фаланга второго пальца.

Пещера Аджи-Коба, ориньяк, Q_3: вторая фаланга четвертого пальца (Громова и Громов, 1937) (рис. 36).

Пещера Буран-Кая, переход от палеолита к неолиту (азильтарденуаз), Q_3—Q_4: вторая фаланга четвертого пальца.

Основная группировка мегафауны среднего и позднего плейстоцена Крыма: мамонты, лошади, плейстоценовые ослы, благородные, северные и гигантские олени, сайгаки, козлы, бизоны, корсаки, лисицы, пещерные медведи. Все старые сборы из Крымских пещер хранятся в ЗИН под № 20563 и др.

Бассейн Дона. Ливенцовский песчаный карьер под Ростовом. Гравийная толща хапровского позднеплиоценового возраста, Plioc.: крупная локтевая кость, несущая ряд отличий от плейстоценовых (Краеведческий музей Ростова-на-Дону).

Река Дон, станица Семикаракорская, аллювий, Q_2: мозговая коробка (Краеведческий музей Ростова-на-Дону).

Стоянки правобережья Дона — южнее Воронежа: Тельмановская, Костенки I, II, IV, поздний палеолит, Q_3: кости черепа и трубчатые (№№ 14412, 20573, 20653, ЗИН). Захоронения в овражном делювии на уровне 2-й надпойменной террасы Дона. В Костенках I обнаружены преимущественно кости лап, хвостовые позвонки, обломки черепа и отдельные зубы (№№ 20563, 20574, ЗИН; Громов, 1935). В верхнем горизонте Костенок IV собрано 49 остатков от трех особей — молодого, среднего и старого возраста (№№ 20653, 14402, 14413, ЗИН). Полуразрушенные черепа львов найдены в слое западного круглого жилища (Рогачев, 1955); Костенки XIII — осевой череп старой львицы (№ 29396, ЗИН). Фрагменты костей конечностей пещерных львов находились также в слоях Аносовки I и Аносовки II, Костенок VIII (все сборы в ЗИН).

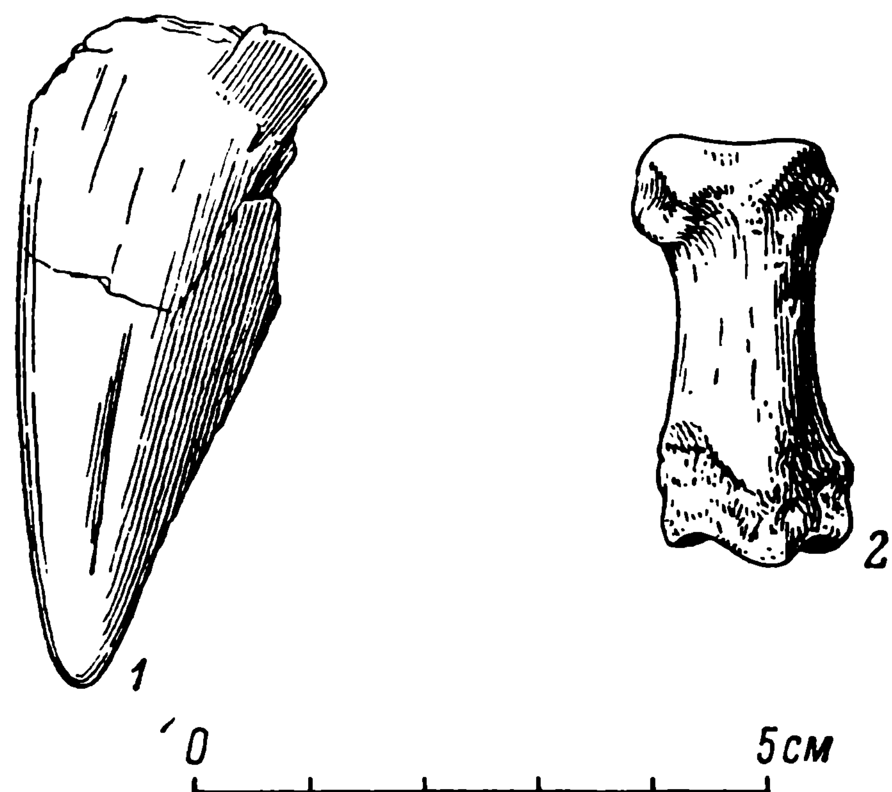


Рис. 36. Обломок клыка пещерного льва из Крымской палеолитической стоянки Сюрень I (*1*) и вторая фаланга четвертого пальца из пещеры Аджи-Коба (*2*).

Основная группировка в природе и в добыче древних костенковцев: мамонты, волосатые носороги, лошади, северные олени, благородные олени, бизоны, волки, песцы, бурые медведи.

С. Шубное Воронежской области, делювиальные овражные суглинки, Q_2—Q_3: нижняя челюсть (№ 29417, ЗИН) (рис. 37).

К а в к а з, П р е д к а в к а з ь е и З а к а в к а з ь е. Река Губс в бассейне Лабы, навес, верхний палеолит, Q_3: вторая фаланга (№ 29418, ЗИН).

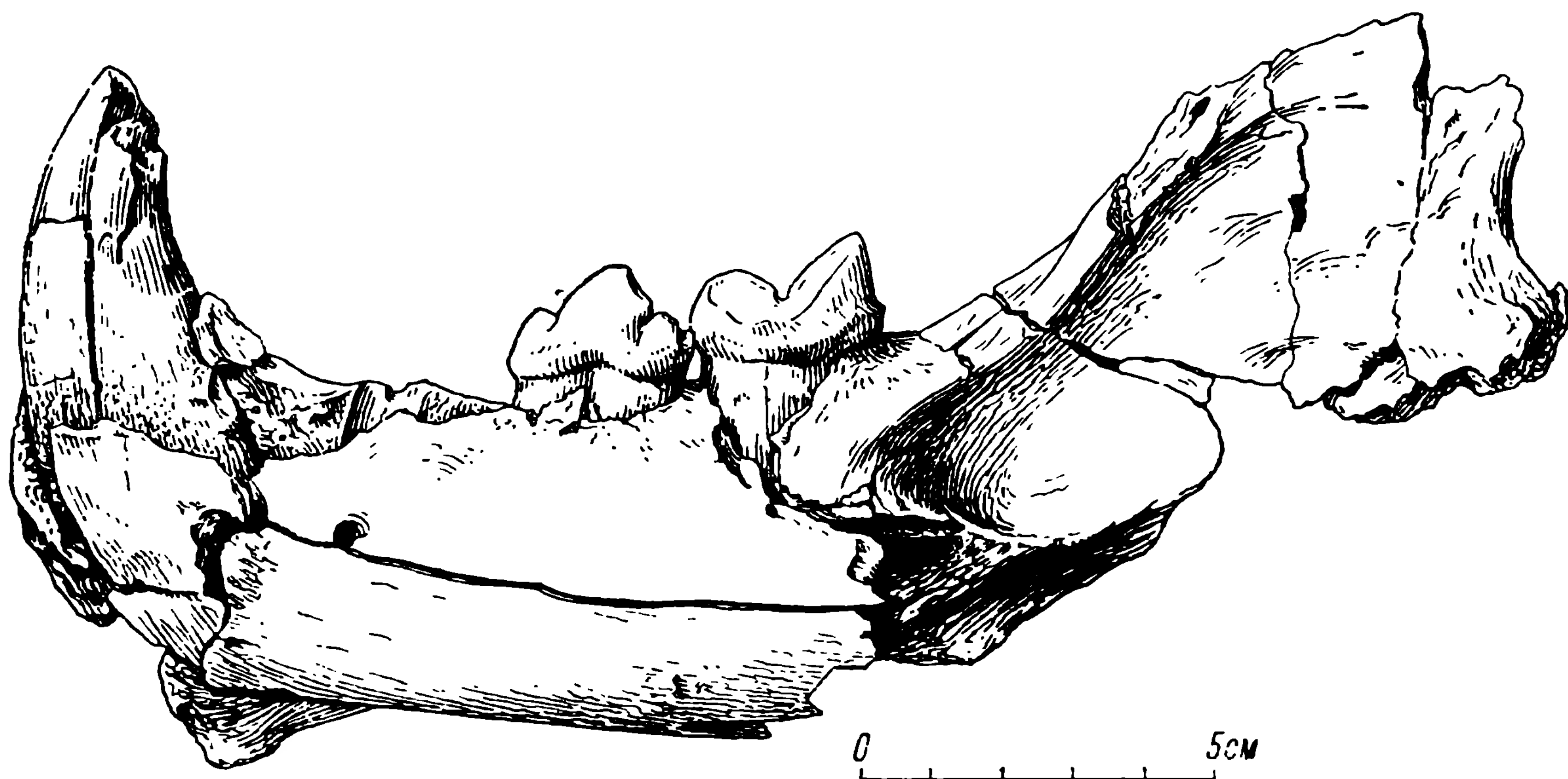


Рис. 37. Нижняя челюсть пещерного льва из овражных суглинков Воронежской области, с. Шубное, № 29417 ЗИН.

Сочи, делювий черноморской террасы, Q_2 (?): фрагмент нижней челюсти (Рябинин, 1937), место хранения неизвестно.

Пещера Сакажиа близ Кутаиси, верхний палеолит, Q_3: верхний клык, третий предкоренной (музей Грузии, Тбилиси). Основная группировка: лошади, благородные олени, кавказские козлы, зубры, речные бобры, пещерные медведи.

Пещера Кударо I и III в верховьях Риона, ашельские слои (Q_2): правая таранная; мустьерские слои (Q_2—Q_3): четыре плюсневых кости, таранная и др. (№ 29420, ЗИН). Основная группировка: благородные олени, косули, кавказские козлы, бараны, зубры, пещерные медведи, росомахи.

Пещера Буп в верховьях Риона, мустьерские слои, Q_3: правая нижняя челюсть, две плюсневых (Инст. палеобиол. АН Груз. ССР; Векуа, 1962а) (рис. 38).

Триалетский хребет (Малый Кавказ), сел. Орозман, озерные пески, Q_3 (?) (Инст. палеобиол. АН Груз.ССР; Векуа, 1958).

Асфальтированные пески близ сел. Бинагады севернее Баку, Q_2—Q_3 (верхи хазарского яруса): два осевых черепа, нижние челюсти, позвонки, трубчатые и суставные кости, более 100 экз. от 4 молодых, 3 полувзрослых и 4 взрослых особей (Ест.-ист. музей АН Аз. ССР и №№ 24409,

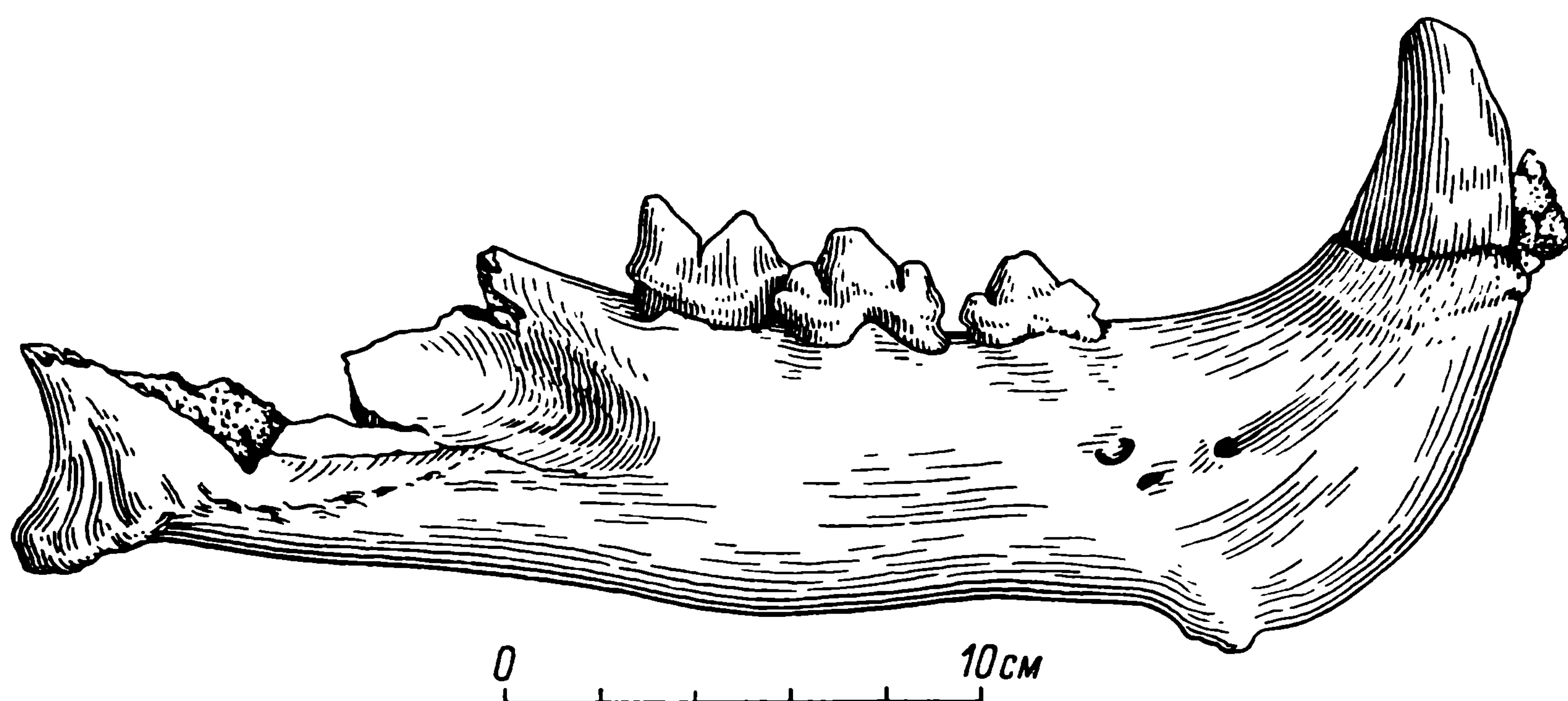


Рис. 38. Нижняя челюсть пещерного льва из мустьерского слоя пещеры Буп в верховьях Цоны, Кавказ (по: Векуа, 1962а).

21920, 29074, 29082, ЗИН). Основная ландшафтная группировка: бинагадинские носороги, плейстоценовые ослы и лошади, кабаны, благородные олени, сайгаки, бинагадинские туры, волки, корсаки, лисицы, бурые медведи, гепарды.

Бассейн Волги и Камы. Река Кама — в 49 км от устья, аллювий, Q_2: два фрагмента плечевых костей (№ 26115, ЗИН); основная группировка: мамонты, волосатые носороги, лошади, верблюды, гигантские олени, лоси, бизоны.

Река Кама у устья, Мансурово, аллювий, Q_3: левая нижняя челюсть (Всесоюзн. геол. инст.).

Река Вятка, Соболево, на глубине 5 м, Q_3: правая лучевая и локтевая (музей г. Кирова; Фокин, 1957).

Река Волга, нижнее течение, Сарепта и Никольское, аллювий, Q_2: мозговая коробка и локтевая кость (№№ 4219-93, ЗИН).

Река Волга, среднее течение, Красновидово и Хрящевка, аллювий, Q_2: пяточная и обломок левой лучевой (№№ 26115, 3923, ЗИН).

Река Волга, нижнее течение, Черный Яр, аллювий, Q_2—Q_3: правая нижняя челюсть (№ 845-16, ПИН).

Река Волга, среднее течение, п-ов Тунгус и Девичья Горка, аллювий, Q_2: обломок плечевой кости, две бедренные кости, две плюсневые и пяточная кости (№№ 113-120, 182, 215, ПИН).

Река Волга, среднее течение, о. Хорошевский, Q_2—Q_3: плюсневая (№ 15691, ЗИН).

С. Россолово близ Галича, аллювий, Q_3: плечевая кость (№ 13886, ЗИН). Окрестности Тулы, Q_3—Q_4: правая нижняя челюсть (№ 792-1, ПИН).

Пещера Усть-Катавская на речке Сим — притоке реки Белой (Южный Урал), Q_3: первая фаланга (№ 21726, ЗИН).

Река Сосимка, аллювий, Q_3: мозговая коробка (№ 14659, Свердловский краеведч. музей).

Бассейн Печоры. Медвежья пещера в верховьях реки Печоры (Северный Урал), верхний палеолит, Q_3: мозговая коробка, правая ветвь нижней челюсти (слепок в ЗИН), правая плечевая, правая локтевая, подвздошная (№ 29397 (1—5), ЗИН).

Бассейн реки Урал. Пещера Смеловская под Магнитогорском (Южный Урал), Q_3: вторая фаланга (№ 24660, ЗИН).

Пещера Гребневая (Южный Урал), верхний палеолит, Q_3: первая фаланга (№ 21726, ЗИН).

Река Урал, 230 км от устья, аллювий, Q_2: трапециевидная и плюсневая кости (№ 24214 (1—2), ЗИН).

Бассейн Иртыша. Река Иса, приток Туры, аллювий, Q_2: полный череп (№ 1417, Всесоюзн. геол. инст.; Рябинин, 1919); Свердловск, аллювий, Q_3: осевой череп (№ 9048, Свердловский краеведч. музей).

Река Иртыш, район Тобольска, аллювий, Q_3: локтевая (№ 8763, ЗИН).

Зыряновск, покровные суглинки, Q_2—Q_3: правая лучевая, большая берцовая $\left(\text{№ } 3\ \frac{144}{1960}\right.$, Инст. зоол. АН Каз. ССР, Алма-Ата$\left.\right)$.

Бассейн Оби. Ачинск, из насыпи кургана века бронзы, Q_3: четвертая пястная (№ 17286, ЗИН).

Пещеры долины р. Чарыша и Ханхары (Алтай), Q_3: две пястных кости (Музей Горного инст. в Ленинграде).

Река Обь, бечевники среднего течения, Красный Яр и другие между г. Томском и г. Колпашево, аллювий, Q_2—Q_3: четыре ветви нижней челюсти, плечевая, две локтевых, четыре пястных, тазовая, две голени, пяточная, таранная. Основная группировка: мамонты, носороги, лошади, северные, гигантские и благородные олени, лоси, волки, гиены, пещерные и бурые медведи (Музей Томского унив.).

Бассейн Енисея. Стоянка Афонтова гора II у Красноярска, верхний палеолит, Q_3: молочный коренной (Громов, 1948).

Стоянка Кубеково, ниже Красноярска, верхний палеолит: нижняя челюсть, зуб, метаподии, локтевая кость (Громов, 1948).

Река Нижняя Тунгуска, аллювий 30—40-метровой террасы, Q_2: локтевая кость (ГИН; Вангенгейм, 1961).

Бассейн Оленёка. Река Мохохо, 15 км юго-западнее устья реки Оленёк, озерно-болотные отложения, Q_3: осевой череп ♀ (?) отличной сохранности (№ 29398, ЗИН).

Бассейн Ангары, Прибайкалье. Река Ангара, стоянки Мальта, верхний палеолит, Q_3: клык, вторая плюсневая (№ 21846, ЗИН).

Прибайкалье, Q_3: локтевая (Иркутский унив.; Арембовский, 1953).

Бассейн Селенги, Забайкалье. Район Кяхты, с. Тамир, Q_3—Q_4: локтевая (№ 20098, ЗИН).

Гора Тологой, аллювиально-озерные отложения, Q_1: четвертая плюсневая (Инст. геол. СО АН, Иркутск). Основная группировка: слоны, красные волки, бурые медведи, корсаки, тарбаганы, лошади, носороги, изюбри, кяхтинские винтороги, дзерены, бизоны.

Бассейн Лены, Алдана и Вилюя. Река Алдан, Тандинское обнажение, Q_2: правая плечевая без верхнего эпифиза; там же, Q_3: правая локтевая (№ 29401, ЗИН).

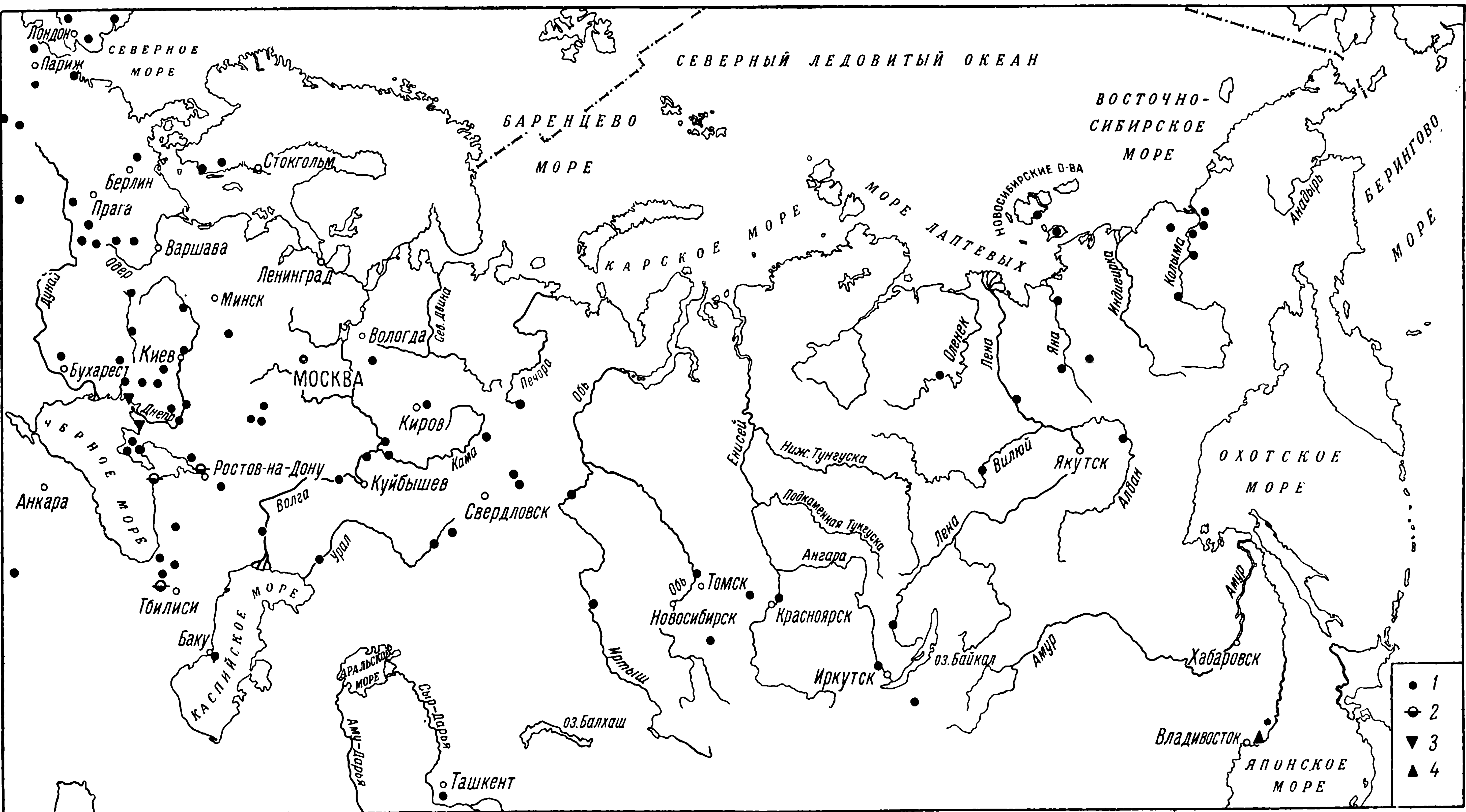


Рис. 39. Места находок остатков пещерных львов и других крупных кошек в северной Евразии.

1 — *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuss, плейстоцен; 2 — *Panthera* sp., ранний плейстоцен—поздний плиоцен; 3 — *P. (Leo) leo* L., голоцен; 4 — *P. (Tigris) tigris* L., лейстоцен — голоцен.

Река Вилюй, Налеская терраса, Q_2: левая половина таза (№ 29402, ЗИН).

Река Тонг (приток Вилюя), галечники в основании 25-метровой террасы, Q_2: правая бедренная кость (№ 105, ГИН; Вангенгейм, 1961).

Река Лена, галечник, Q_3: плечевая, голень (№ 29421, ЗИН).

Бассейн Яны. Река Яна, аллювий, Q_3 (?): левая бедренная кость (№ 4221, ЗИН).

Река Адыча, обнажение Бетенкос, Q_1 (?): правая голень, нижний эпифиз правой плечевой (№ 29399, ЗИН).

Река Селлах, устье речки Сюрюктях, Q_2: левая плечевая без верхнего эпифиза (№ 29400, ЗИН).

Бассейн Чукочьей. Река Чукочья в 10 км к востоку от озера Малый Олёр, Q_1 (?): третья плюсневая (ГИН).

Бассейн Колымы. Река Колыма, бечевник, Дуванный яр, Q_3: пяточная кость (№ 772-95, ГИН).

Река Колыма, бечевник, ниже устья ручья Ветреного, Q_3: обломок нижней челюсти с двумя коренными (№ 833-103, ГИН).

Река Колыма, бечевник, ниже устья р. Слезовки, Q_3: обломок плечевой (№ 890-2, ГИН). Основная группировка: мамонты, волосатые носороги, лошади, северные олени, бизоны.

Река Большой Анюй, Нижне-Константиновский яр, Q_2: астрагал (№ 836-27, ГИН).

Река Малый Анюй, Станчиховский яр, Q_3: нижняя челюсть (№ 836-295, ГИН).

Река Малый Анюй, бечевник правого берега в 20 км выше пос. Анюнек, Q_2: локтевая кость (№ 836-171: ГИН).

Речка Березовка, устье, Q_1 (?): правая ветвь нижней челюсти (№ 29405, ЗИН).

Бассейн Алазеи. Река Алазея, аллювий, бечевник, Q_3: пяточная кость (Магаданский музей; Вангенгейм, 1961).

Новосибирские острова. Остров Большой Ляховский, перемытый морем аллювий, Q_2—Q_3: два астрагала, вторая плюсневая, мозговая коробка (№№ 4222-4225, 15572, ЗИН). Основная группировка мегафауны: мамонты, волки, песцы, лошади, волосатые носороги, северные олени, бизоны, овцебыки.

Остров Большой Ляховский, южная оконечность, подъемный материал, Q_3—Q_4: правая ветвь нижней челюсти, правая пятая пястная (№ 367, 1—2, ГИН; Вангенгейм, 1961).

Весьма вероятны в дальнейшем находки в Магаданской обл. и на Чукотском полуострове.

Местонахождения остатков пещерных львов в пределах СССР показаны на рис. 39.

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ОСТАТКОВ В КОСТЕНОСНЫХ СЛОЯХ. ТАФОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В пещерах Западной Европы остатки львов весьма обычны, реже они обнаруживаются в аллювии, делювии и лёссах. В Чехословакии их остатки находят почти в каждой палеолитоносной пещере.

По нашим материалам, в пределах СССР численность остатков пещерных львов в отложениях речных долин — на бечевниках — по сравнению с остатками других крупных хищников, например бурых медведей, кажется относительно (непропорционально) высокой. Она колеблется в пределах 0.2—0.9% ко всем костям. Это явно указывает на то, что

львы тяготели к долинам рек и гибли здесь столь же интенсивно, как и плейстоценовые копытные.

В слоях открытых палеолитических стоянок, расположенных на речных террасах, остатки львов встречаются чаще — до 0.4—1.1%, что подтверждает интенсивную охоту на этих хищников древних немвродов. В пещерных палеолитических захоронениях численность остатков львов повышена слабо, а иногда даже понижена, несмотря на естественное тяготение львов к карстовым районам и к пещерам. Представление об относительной численности остатков львов в местонахождениях европейской части СССР дает табл. 5.

Пестрота цифр, приведенных в табл. 5, свидетельствует главным образом о большой случайности и выборочности в учете ископаемых материалов. Тем не менее эти цифры дают все же представление о высокой численности пещерных львов в степном и лесостепном плейстоценовом ландшафте. В современной африканской саванне численность львов по авиаучетам и прочим визуальным учетам колеблется в пределах 0.015—0.02% к численности копытных.

В Сибири аналогичных точных подсчетов при сборах палеонтологических материалов не производилось. На Средней Оби между Томском и Колпашево Э. В. Алексеева собрала 14 костей пещерных львов (минимум от пяти особей) среди 5000 костей других плейстоценовых зверей, происходящих из размываемой палеолитической стоянки Красного Яра.

В Северной Америке остатки львов в пещерных и открытых местонахождениях буквально единичны. Асфальты северной Калифорнии, где кости львов находятся по численности на третьем-четвертом месте (?!) после гигантских волков и саблезубов, являются поразительным исключением.

Случаи природной гибели одиночных пещерных львов были разнообразны. В пещерах они гибли безусловно значительно реже, чем зимой спящие пещерные медведи, например, при обвалах потолков и во время внезапных затоплений пещер жидкой грязью при бурных таяниях снегов и ливнях ранней весной. Такие факты известны, по моим наблюдениям, для Медвежьей пещеры Северного Урала и пещеры Слоуп в Чехословакии. В своеобразных асфальтовых натеках, ямах — кратерах с липкой и вязкой смолой пещерные львы гибли при попытках поживиться трупом или еще живой очередной жертвой, попавшей в «вековой капкан». Механизм действия таких ловушек был уже описан для Калифорнии — Ранчо Ля Бреа (Stoner, 1913) и для Закавказья — Бинагады (Верещагин, 1951). Нападая на завязших в асфальте копытных, хищники неизбежно обмазывались липкой смолой, залепляли себе глаза и увязали окончательно при попытках освобождения.

Асфальтовые ямы Ранчо Ля Бреа в северной Калифорнии, по исследованиям американцев, представляли, как видно, отличный от Бинагадов тип вековой ловушки («death trap of ages») и захоронения. По числу пойманных асфальтом особей кошачьи — *Felidae* — занимали там второе место после псовых — *Canidae*. Это довольно необычный в палеонтологии (тафономии) факт, что остатки хищников превосходят по численности травоядных. Представители семейств *Felidae*, *Canidae*, *Mustelidae* и *Ursidae* составляли там около 90% (!) всех захороненных особей мегафуаны (за исключением насекомоядных, летучих мышей, грызунов и зайцеобразных) (рис. 40). При сравнении с Бинагадами, где остатки всех хищных млекопитающих составляют 50% особей мегафауны — отношение, близкое к природному, и где основной притягивающей к асфальтовым лужам причиной была вода, можно думать, что в Ранчо Ля Бреа преобладало приманивание хищников завязшими неполнозубыми, верблюдами и копытными. Знаменательно при этом, что самый специализированный

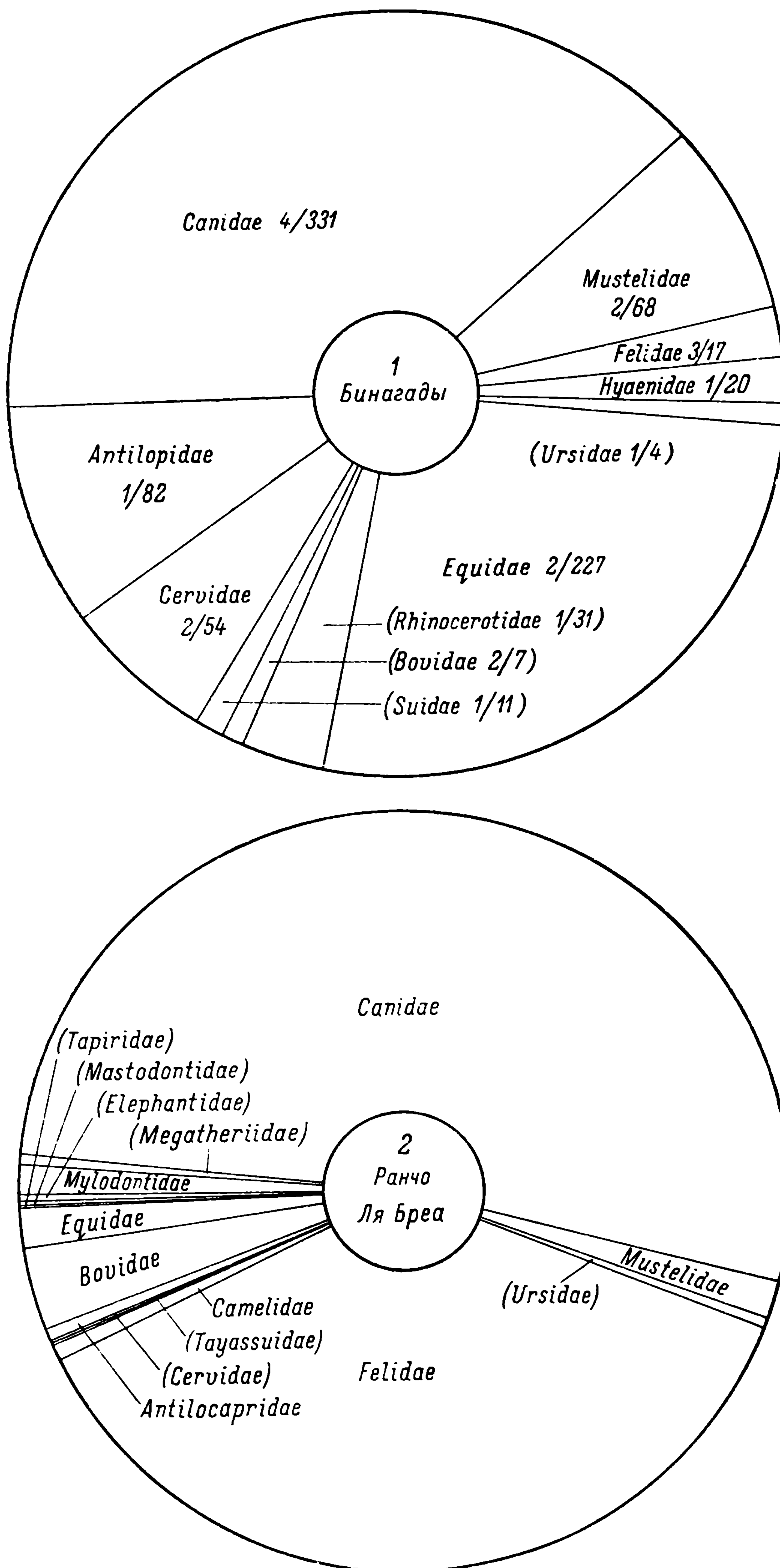


Рис. 40. Относительное обилие остатков крупных млекопитающих в асфальтах Бинагадов, Кавказ (*1*) и Ранчо Ля Бреа, Калифорния (*2*) (по: Merriam a. Stock, 1932).

Таблица 5

Численность остатков львов в отложениях различного типа и возраста

Типы и возраст местонахождений	Число видов зверей	Число учтенных костей	Отношение остатков львов (в %)	
			к видам	к костям
Русская равнина				
Стоянка грот Старые Друиторы на Пруте, средний палеолит	19	1517	5.2	0.4
Овражный делювий				
Стоянка Кодак на Днепре, ранний палеолит .	13	515	7.7	1.0
Стоянка Костенки IV на Дону, поздний палеолит	15	5260	6.6	1.1
Костенки VIII	14	1350	7.1	0.6
Костенки X (Аносовка I) .	10	263	10.0	0.8
Костенки XI (Аносовка II)	15	1576	6.6	0.4
Костенки XIII	8	217	12.5	0.9
Костенки XIV	14	5013	7.1	0.1
Аллювиальные слои				
Аллювий пра-Днестра, Тираспольский гравий	21	1133	4.7	0.3
Аллювий пра-Камы, 49 км от устья	17	317	5.8	0.9
Аллювий среднего течения р. Урал	26	991	3.8	0.2
Крымский полуостров				
Пещерные отложения				
Стоянки Киик-Коба, Аджи Коба, Шайтан-Коба, Кош-Коба, ранний палеолит	23	1522	4.3	0.1
Стоянки Аджи-Коба, Сюрень I, Сюрень II, Шан-Коба, Фатьма-Коба, поздний палеолит	27	4546	3.7	0.1
Кавказский перешеек				
Пещеры и гроты				
Навесы Мгвимеви, Западное Закавказье, поздний палеолит	8	163	12.5	0.6
Пещера Сакажиа, Западное Закавказье, поздний палеолит	18	2072	5.5	0.6
Пещера Кударо I, Центральное Закавказье, ранний палеолит	22	16674	4.5	0.1
Пещера Кударо III, Центральное Закавказье, средний палеолит	9	295	11.1	3.0
Асфальтовые ловушки				
Асфальтовые слои Бинагады близ Баку, средний плейстоцен	18	837*	5.5	1.3*
Уральский хребет				
Медвежья пещера, поздний палеолит	18	19392	5.5	0.1

* Расчет произведен по числу особей крупных зверей.

хищник — саблезуб-смилодон *Smilodon californicus* Bovard попадался в асфальт чаще, чем пять видов фелиновых кошек, включая ужасного льва. Из семи ям там было извлечено 7740 метаподиальных костей смилодона от 645 особей и только 291 кость пещерного льва от 29 особей (Merriam a. Stock, 1932, стр. 20). Такие неожиданные соотношения создают впечатление, что дело здесь не только в исключительном обилии смилодонов. Асфальтовые лужи действовали, очевидно, слишком избирательно для саблезубов, чтобы судить об истинном соотношении видов хищников

в природе Северной Америки. Сами авторы упомянутой монографии объясняют привязанность саблезубов к району и асфальтовым ямам Ранчо Ля Бреа довольно формально — какими-то «особенностями их конституции» ,а малочисленность остатков ужасных львов — «редкостью заходов этих зверей в данный район». Сток (Stock, 1929) подметил также, что некоторые черепа львов, откопанные в асфальтовых ямах, оказывались со следами разрушения их погодными факторами. Это можно объяснить только тем, что некоторые жертвы «смоляного капкана» перед смертью выбирались на края кратеров и до перекрывания наносами валялись некоторое время на поверхности. Для решения проблемы вымирания вида все эти примеры ничего не говорят.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ. ЛАНДШАФТЫ И МЕСТА ОБИТАНИЯ

По нашим представлениям, наиболее обычным типом ландшафта, в котором обитали пещерные львы, была холодная лесостепь, граничившая на севере с лесотундрой, а на юге — с полупустынями и пустынями. Обилие остатков пещерных львов в районах горного карста Западной Европы, Крыма, Кавказа и Урала говорит об обитании этих зверей как в предгорьях, так и в глубине горных массивов. Вообще холмистый и горный рельеф имел немаловажное значение в жизни пещерных львов. Вероятность обитания этих кошек в сплошных лесах типа темнохвойной тайги более чем сомнительна.

Излюбленными местами обитания львов были долины рек с их галерейными лесами, граничащими со степными участками водоразделов. Именно здесь было обилие разнообразных копытных. Следуя за стадами лошадей и бизонов, пещерные львы выходили, конечно, и в открытые участки степей и остепненных тундр, пользуясь для укрытий оврагами, россыпями скал.

Вообще пещерный лев был весьма эвритопной, пластичной и холодовыносливой кошкой, не приспособленной, впрочем, к глубоким снегам, как и другие члены мамонтовой фауны, вымершие в конце плейстоцена.

Убежища

Обычные находки костей пещерных львов в аллювии долин великих рек, вдали от закарстованных возвышенностей, свидетельствуют о меньшей зависимости этих зверей от пещерных убежищ, чем, например, большого пещерного медведя и даже пещерной гиены. Такие соображения высказывала еще В. И. Громова (1932).

Тем не менее излюбленным типом убежищ пещерных львов были, очевидно, устьевые участки сухих пещер, гроты, навесы. В таких убежищах обитали длительное время и отдельные особи, и выводки львов. Два целых скелета львов, погибших от затопления в пещере Слоуп в Чехословакии, принадлежали взрослым животным. По долинам рек львы могли устраивать свои сезонные убежища в джунглеобразных приречных ивняках, на сухих гривах, заросших буйным высокотравьем, и в особенности тростником. Наиболее удобны для вывода приплода были природные навесы и обрывы известняка, подмытые в древности потоками, пересекавшими степные пространства.

Питание. Способы добывания жертв

Нахождение костей пещерных львов вместе с остатками крупных зверей средней и позднеплейстоценовой группировок мамонтовой фауны Евразии не оставляет сомнений в том, что эти кошки охотились на ло-

шадей, плейстоценовых ослов, гигантских, благородных и северных оленей, широколобых и обыкновенных лосей, первобытных бизонов и туров, яков, овцебыков, баранов, козлов и сайгаков. Нападали они, вероятно, и на молодых мамонтов, носорогов и эласмотериев, а также на пещерных медведей. Их добычей были местами также молодые бегемоты, кабаны, верблюды. В Северной Калифорнии ужасные львы охотились в эпоху позднего плейстоцена на меритериев, милодонов, молодых мастодонтов и мамонтов, верблюдов и тануполам, оленей, оленелосей, первобытных бизонов.

Кости эласмотериев, лошадей, бизонов, туров и мамонтов, находимые в аллювии рек Дона, Среднего Поволжья, Урала, несут нередко следы погрызов крупными хижниками — пещерными львами, гиенами, волками, медведями. Судя по современным наблюдениям в саваннах Африки, можно думать, что гибель плейстоценовых копытных была обусловлена здесь нападениями пещерных львов чаще, чем других хищников. Львы пользовались, конечно, иногда и свежими трупами копытных, павших от гололедиц и наводнений. В Калифорнии у асфальтовых кратеров они нападали, очевидно, на полуживых, завязших в битуме гигантских ленивцев, тапиров, лошадей, мастодонтов, оленей, бизонов, тануполам и верблюдов. Аналогичной добычей у асфальтовых ловушек, ям и луж с загустевшей нефтью на Апшеронском полуострове в Восточном Закавказье были лошади, ослы, благородные олени, первобытные туры, сайгаки.

Пещерные львы охотились, как львы и тигры, преимущественно скрадом. Пользуясь укрытиями, они подбирались к намеченным жертвам на два-три десятка метров, а затем несколькими мощными прыжками настигали их. Они подкарауливали также копытных у водопоев, на звериных тропах, идущих через заросли тростников и кустарников. Весьма вероятно, что в степи и лесостепи ими практиковались и коллективные загонные охоты небольшими временными артелями — прайдами — из 10—12 взрослых зверей, как у современных львов. В таких случаях охотничья группа делилась на загонщиков и засадных. Охота вдогон на небольшие расстояния, в 300—400 м, практиковалась реже и лишь одиночными львами и львицами или парами их, преимущественно на тяжелых и медлительных копытных — одиночных бизонов, яков, первобытных туров. Жертвы убивались ударами лап по голове и прокусами шейных сосудов и позвонков.

Размножение

О размножении пещерных львов, в частности о числе молодых, данных почти не имеется. В бинагадинском асфальте были обнаружены четыре левых ветви нижней челюсти подсосных молодых, примерно одного возраста (на стадии прорезки в челюсти M_1), возможно, принадлежавших особям одного выводка. Уверенности в этом нет. Со временем, быть может, будут обнаружены скелеты самок с подсосными молодыми или законсервированные в пещерах следы выводка на подсохшей грязи. Вернее всего, что пещерные львы размножались так же, как и другие крупные кошки, принося от 2 до 4 молодых, которых выкармливали в логовах, расположенных в гуще зарослей и в пещерах. Число молодых в выводках южных популяций было, вероятно, больше, нежели северных.

Вероятные враги и конкуренты

Пещерные львы были самыми мощными и активными хищниками в плейстоценовых териофаунах Голарктики и практически не имели врагов. В южных частях ареала в Европе их конкурентом мог быть плейстоце-

новый барс, а в средней полосе Азии — барс, лев и тигр. В Северной Америке вероятными конкурентами были плейстоценовые саблезубы-смилодоны, гигантские волки — *Aenocyon dirus*, а также пумы и ягуары. Вряд ли эти конкурентные отношения достигали большой остроты. Пещерные медведи были серьезными конкурентами львов по использованию гротов и пещер, и кровавые стычки этих зверей из-за таких убежищ более чем вероятны. В засушливые годы, при неурожае ягод и трав, крупные бурые медведи, не залегшие своевременно в спячку — «шатуны» — могли представлять серьезную опасность для пещерных львов. Старых и больных пещерных львов, вероятно, преследовали и загрызали пещерные гиены и стаи серых волков. Кости пещерных львов, находимые в аллювии речных долин, например Камы, Волги, Урала, почти всегда бывают погрызены различными трупоедами — гиенами, волками, лисицами, песцами. Это и неудивительно, так как мясо всех кошачьих отличается высокими вкусовыми качествами. По наблюдениям Стока (Stock, 1929), погрызенные хищниками и крупными грызунами кости ужасных львов попадались и в асфальтовых лужах Ранчо Ля Бреа в Калифорнии. Но это уже посмертные последействия, не связанные с причинами гибели.

В позднем плейстоцене наибольшую опасность для пещерных львов представляли зверовые охотники конца каменного века, вооруженные копьями, дротиками, луками, изобретавшие и применявшие различные самоловы.

Пещерные львы страдали и от паразитов. У нас и в Америке имеются черепа со свищами в области лобных пазух — следами деятельности гельминтов или оводов (табл. III, *4*).

ПРИЧИНЫ МАССОВОЙ ГИБЕЛИ И ВЫМИРАНИЯ

Представления о причинах вымирания пещерных львов были многообразны и разноречивы. Давкинс и Санфорд (Dawkins a. Sanford, 1866—1872), роднившие пещерного льва с обыкновенным, без долгих сомнений считали, что эти звери были истреблены в Европе человеком. Изменения климата и наличия пищи, по их мнению, не имели значения (стр. 170—171). Теперь-то мы знаем, что причины вымирания многих членов мамонтовой фауны были неоднородны в разных частях их ареалов.

Гибель крупных популяций пещерных львов происходила также неотвратимо при обильных снегопадах, гололедицах и внезапных наводнениях, как и их жертв — массовых видов копытных (табл. 5). В Западной и Восточной Европе, особенно в ее средней полосе, важным фактором вымирания действительно были первобытные охотники, быстро совершенствовавшие свое вооружение и способы добычи крупного зверя. Однако коренные причины повсеместного вымирания пещерных львов в конце плейстоцена были, вероятно, те же, что и для многих других крупных членов мамонтовой фауны. Климатические и ландшафтные изменения в конце плейстоцена, а особенно увеличение глубины и характера снегового покрова, развитие зоны тайги и сплошных смешанных лесов приводили к сокращению ареалов и численности многих видов степных копытных — лошадей, ослов, бизонов — основного пищевого ресурса пещерных львов. Можно предполагать все же, что уменьшение видового разнообразия и численности копытных было не единственной причиной гибели хищника. Нацело вымирали в конце плейстоцена на огромных пространствах Евразии и пещерные медведи, пещерные гиены, мамонты, волосатые носороги, а в Северной Америке — медведи-арктодусы, смилодоны, верблюды, тапиры, мастодонты и многие другие виды разной пищевой специализации (см. обзор: Martin, 1967). Таким образом, угасание пещерного льва явилось всего лишь частью общего процесса «старения» и уга-

сания всей голарктической плейстоценовой фауны. Время вымирания пещерного льва в Америке совпало с проникновением и расселением первобытного человека в Новом Свете. Можно не сомневаться, однако, что это совпадение не было взаимно обусловленным.

ПЕЩЕРНЫЙ ЛЕВ В ИСКУССТВЕ И БЫТЕ ПАЛЕОЛИТИЧЕСКИХ ПЛЕМЕН

Пещерный лев был, вероятно, одним из опасных врагов, а отчасти и конкурентом первобытных охотников Евразии на протяжении всего каменного века. В то же время безусловна и некоторая положительная роль этих кошек вначале в случайном, а позднее — в закономерном снабжении мясной пищей первобытных собирателей и охотников. Как известно, остатками добычи львов обычно пользуются современные первобытные племена Экваториальной Африки. Дождавшись ухода насытившихся львов, следопыты отгоняют шакалов, гиен, грифов и завладевают объедками в виде головы, шеи, ног и требухи антилопы или буйвола. Очень сходные события существовали, очевидно, и в палеолите Евразии. Особое внимание первобытных охотников пещерный лев начал привлекать в верхнем палеолите, когда люди овладели искусством изготовления дротиков, копий, бьющих «опадных» самоловов и ременных силков. При активной охоте на могучего хищника необходимо было поражать его на расстоянии, чтобы уберечься от когтей и зубов. Для этого годились легкие копья-дротики с узким кремневым или роговым наконечником и копьеметалки. Ременные петли с вздергивающим приспособлением и падающие бревна ставились, вероятно, у входов в пещеры и в проходах через заросли. Сила и ловкость, проявленные при охоте на пещерных львов, пользовались, конечно, высоким уважением, как и у современных аборигенов Африки, например масаев. Шкуры и части скелета пещерных львов, особенно зубы и целые черепа, безусловно весьма ценились у первобытных племен. Убитый пещерный лев использовался целиком, мясо его съедалось, шкура шла на одежду, на подстилку к ложам, зубы использовались для украшений, а внутренние органы — для лечебных снадобий. В этом комплексном освоении было, вероятно, много общих черт с современным использованием убитых тигров китайцами и маньчжурами (Байков, 1925). Предположение П. П. Ефименко (1953) и З. А. Абрамовой (1958) о том, что целые лапы львов на палеолитических стоянках «припрятывались» сознательно в специальные ямки, находит известное подтверждение в обычаях современных народов. Сваны на Кавказе прибивают или вмазывают отрубленные кисти медведей в стены своих жилищ. Сходные обычаи в отношении черепов ряда домашних и диких животных сохранились, как известно, неизмеримо шире. Черепа лошадей, медведей, коров вешают на коньки крыш и на специальные колья и столбы у жилищ, прибивают к воротам не только у первобытных народов, но и в сельских местностях европейцев. Были, конечно, и иные причины обнаружения на палеолитических стоянках именно дистальных участков костей конечностей — их бо́льшая прочность и лучшая сохраняемость, трудность отделения их от шкуры на месте убоя зверя и т. п. Такие обстоятельства не всегда учитываются археологами в полной мере. При сравнительной редкости добывания пещерных львов их черепа должны были представлять в глазах первобытных охотников особую ценность. Поэтому находка черепов львиц в хижине стоянки Костенки IV может давать указание на то, что эта хижина принадлежала какому-то выдающемуся охотнику, воину, вождю или шаману. Такого мнения придерживается и автор раскопок — А. Н. Рогачев (1955). Шкуры пещерных львов, вероятно, надевались в качестве накидок, плащей выдающимися воинами,

вождями, а зубы, когти и вибриссы использовались для украшений, ожерелий, подвесок.

Художники позднего палеолита Западной Европы — кроманьонцы, мадленцы — выбивали контуры пещерных львов на скалах и стенах пещер, а также вырезали их фигурки из кости и камня и лепили из глины. Все же изображения и скульптуры этих кошек по сравнению с другими видами — лошадьми, северными оленями, бизонами и мамонтами — вовсе не так уж часты и стоят на 6—7-м месте. Заслуживают упоминания следующие находки в пещерах и на открытых стоянках в Европе.

Франция. Пещера Комбарель. Контурно-штриховой рисунок на стене изображает львицу или льва без крупа и задних лап (рис. 41, *1*). Львино-тигровый профиль головы, отсутствие гривы, «распущенное», как у тигра, брюхо, по-видимому, чрезвычайно верно характеризуют облик зверя.

Пещера Фон де Гом. Весьма сходное с комбарельским контурное изображение пещерного льва, стоящего в спокойной позе, сохранилось в длинной, узкой щели конца этой пещеры. Здесь показан такой же отвислый живот, слегка поднятый хвост без кисти на конце (!) и подобие баков (рис. 41, *2*). Возможно, что автор имел в виду беременную львицу. Группа лошадей, стоящих справа в настороженной позе, дополняет композицию и как бы указывает на наиболее частый объект охоты пещерных львов.

Пещера Гурдан. Голова какого-то зверя, выгравированная на маленькой плоской гальке, приписывается пещерному льву (Capitan et al., 1910; Абрамова, 1958). Возможно, что подвес на горле, напоминающий несколько подвес у головы бизона, был действительно характерен для самцов пещерного льва (рис. 41, *3*).

Пещера Бадегуль. Три изображения пещерных львов выгравированы на песчаниковых плитах.

Пещера Ляско. В «Зале Кошек» этой пещеры найдены пять или шесть изображений пещерных львов (Windells, 1950).

Скульптурные изображения пещерных львов широко публиковались археологами и известны также преимущественно из Франции.

Пещера Истюриц в Пиренеях. Фигурка, напоминающая больше всего ободранную тушу львицы, вырезана из рога оленя, причем голова оказалась сделанной из пористого участка (рис. 41, *4*). Статуэтка просверлена в четырех местах либо с символическими целями, либо для подвески и имеет на плечах и бедрах знаки елочек, изображающие, вероятно, зазубренные наконечники дротиков.

Грот Орне де Галиллу. Солютрейская и мадленская культуры. Среди небольших контурных рисунков на стенах с изображением лошадей, гигантских оленей, бурых медведей выделяется превосходный портрет идущего льва. Имеются также два изображения головы каких-то кошачьих (Gaussen Jean, 1964).

Грот Марш. Здесь на пластине доломита размером 20×25 см обнаружен превосходный контурный рисунок львицы, наклонившей голову и рычащей на приблизившегося врага (рис. 42) (Pahle, 1969).

Пещера Монтеспан содержала три больших горельефа из глины размером около 0.7 на 1.7 м. Сохранившиеся участки первого изваяния позволяли различить крупную кошку с мощными лапами и массивной грудью. Хвост имел, по-видимому, небольшое утолщение (кисточку?) на конце. Шея и грудь скульптуры были испещрены следами уколов дротиков (Trombe et Dubic, 1947; Кастере, 1956). Предполагается обычно, что уколы символизировали успех предстоящей охоты на опасного зверя. Если же отвлечься от первобытной магии, о которой мы знаем

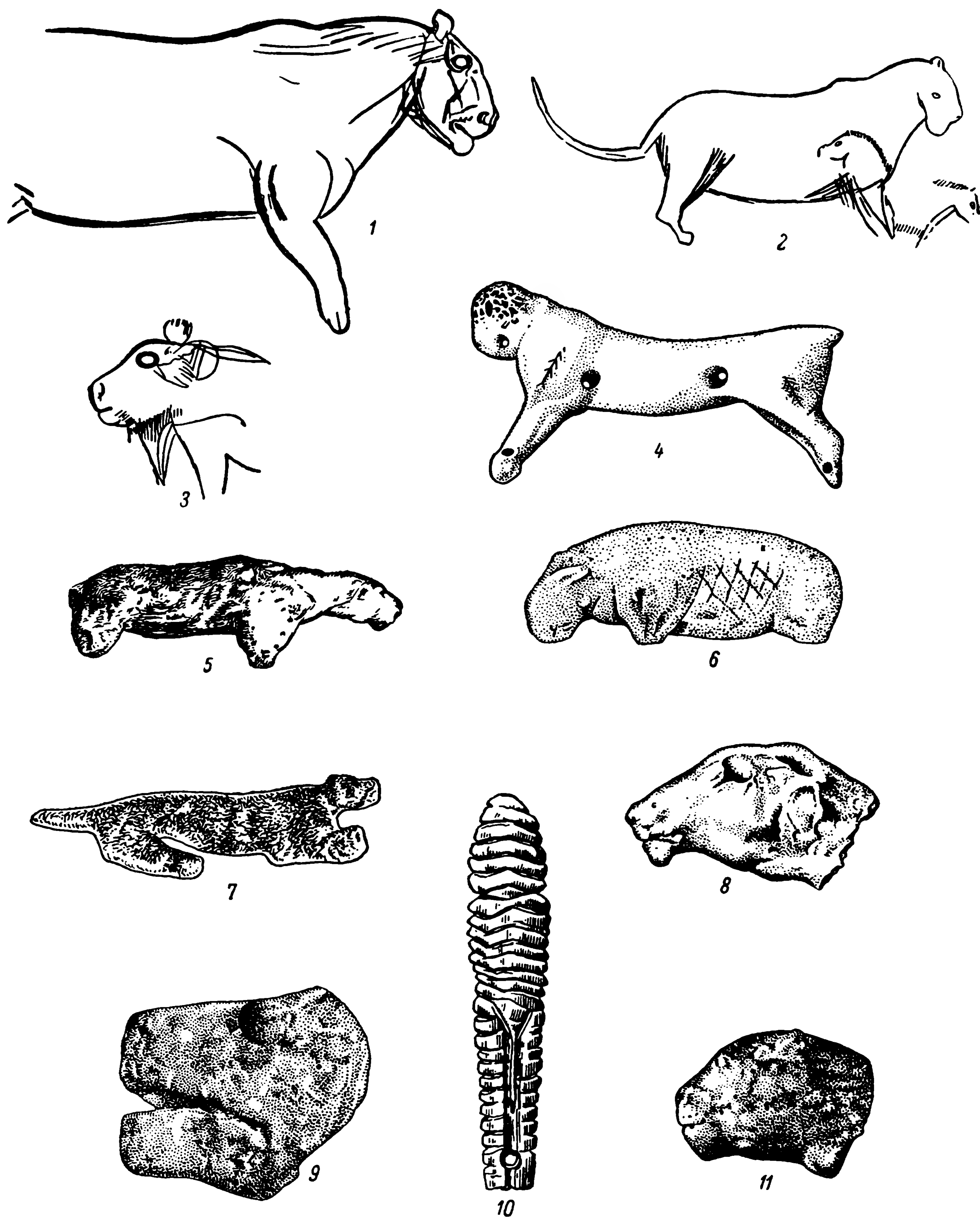


Рис. 41. Пещерный лев в изображениях художников каменного века.

1 — пещера Комбарель, *2* — Фон де Гом и *3* — Гурдан (Франция); *4* — пещера Истюриц и *5*, *6* — Фогельгерд (Германия, 1934 г.); *7* — стоянка Павлов и *8* — Дольни-Вестоницы (Чехословакия); *9*, *11* — стоянка Костенки I и *10* — Мальта (СССР).

мало, то такие удары по мягкой глине копьем или кинжалом могли быть результатом юношеских забав и тренировок.

ФРГ. Пещера Фогельгерд (округ Вюртемберг). Найдены две «пантероподобные» фигурки, сделанные из бивня мамонта. Одна из них (рис. 41, *5*) может быть действительно отнесена как к барсу, так и к львице, и изображает стоящее с вытянутой шеей животное. Зверь имеет характерную для львиц и пантер голову, мускулистую шею. Ноги и хвост обломаны. Фигурка орнаментирована по краю плеча и лопатки мелкими ямочками, которые, возможно, изображают пятна на шкуре. Вторая, плоская, фигурка 92×35 мм, менее выразительна, имеет массивную голову и приостренные, откинутые назад уши, а также сетчатую насечку на боку (рис. 41, *6*). Эта вторая фигурка какого-то коренастого животного, по правде говоря, мало напоминает «пещерного льва», как называет его Рик (Rieck, 1933).

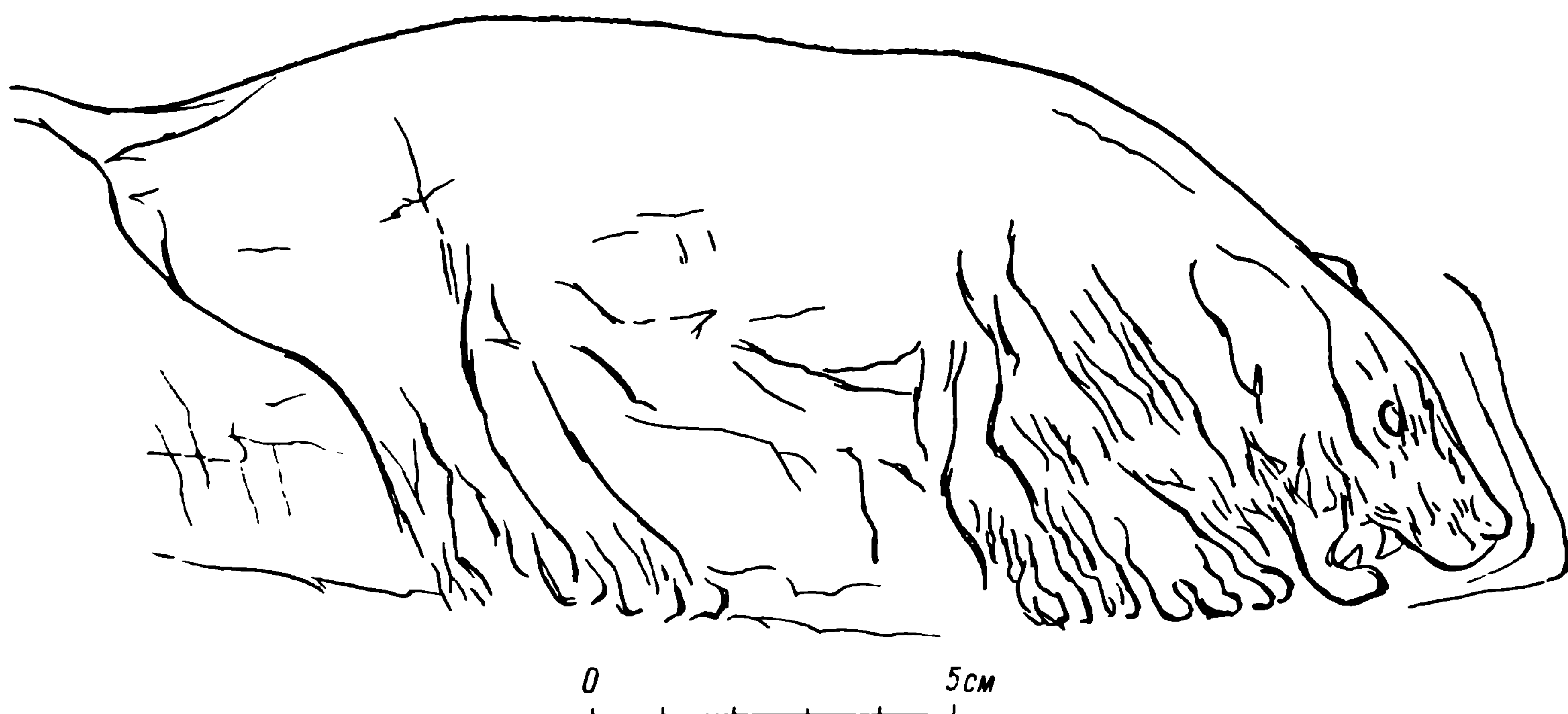


Рис. 42. Рычащая львица. Грот Марш (Франция).

Чехословакия. Открытая палеолитическая стоянка Павлов. В Моравии, при раскопках позднепалеолитической стоянки у городка Павлов, в 1954 г. была найдена плоская фигурка зверя «кошачьей породы» в лежачей позе, сделанная из бивня мамонта. Размеры пластинки около 6×120 мм. Длинный хвост без кисти (!) вытянут вдоль тела, орнамента на туловище нет (Klima, 1957). Если не учитывать возможную стилизацию, то пещерного льва эта фигурка напоминает мало (рис. 41, *7*).

Открытая стоянка Долни — Вестоницы в Чехословакии содержала семь однотипных небольших головок из обожженной глины, изображавших, возможно, пещерного льва. Головки эти мало реалистичны, так как создают впечатление об узкомордом животном со слабо приподнятым в области орбит профилем (рис. 41, *8*).

Значительно более выразительны и реалистичны некоторые скульптуры обнаруженные восточнее — в пределах Русской равнины и в Сибири.

СССР. На первое место по реалистичности и скупости изображения следует поставить несколько головок львов, найденных археологом П. П. Ефименко (1953) в Костенках I под Воронежем. Одна из головок (рис. 41, *9*) сделана из желтоватого мергеля и имеет длину 35 мм, высоту 33 мм и толщину 14 мм. Характерен почти прямой профиль, как у черепа пещерного льва с Исы на Урале. Пасть зверя полураскрыта, морда очень массивна. Здесь изображен рычащий лев или лев, изнемогающий от жары.

Вторая скульптура (рис. 41, *11*) изображала, по-видимому, головку львицы. Вся голова и морда здесь короче, профиль слегка выпукл, шея показана очень мощной. Головка изготовлена из мергеля, маленькая — длиною 20, высотою 15 и толщиною 13 мм. П.П. Ефименко собрал в Костенках I еще около двух десятков поделок из мергеля, причем по крайней мере десять из них также напоминают головы или маски львов, выполненных более или менее удачно и реалистично. Пять изображений голов отсюда опубликованы З. А. Абрамовой (1958).

Следует еще упомянуть о фигурке, найденной на палеолитической стоянке Мальта на Ангаре. Она сделана из бивня мамонта (рис. 41, *10*). Громов (1935) высказал предположение, что ее косые насечки изображали полосы на шкуре, наброшенной на человеческую фигуру: «. . судя по рисунку, а также и по величине шкуры сравнительно с размерами человеческой фигуры, можно остановиться только на „пещерном льве“ с типичным тигровым рисунком шкуры».

Как уже было указано в морфологическом очерке, пещерный лев мог иметь лишь небольшую пятнистость, но не резкие тигровые полосы. В северных ландшафтах, при слабом солнце, последние демаскировали бы зверя. Упомянутый предмет имеет и продольную бороздку в виде «свисающего хвоста», а также просверленное отверстие — вероятно, для ремешка при подвеске на шею в качестве амулета. Вообще фигурку с Мальты можно с таким же и даже с бо́льшим успехом рассматривать в качестве ритуального fallus, а. Амулеты такого назначения в век бронзы и позднее делались без насечек из половой косточки бурых медведей.

Нет сомнения, что в обрядах и верованиях первобытных племен Европы и Азии пещерный лев занимал не последнее место среди других зверей — мамонтов, бизонов, туров, лошадей и оленей. Его роль в становлении мировоззрения наших далеких предков была, вероятно, не меньшей, нежели у современного тигра и льва для народов Южной Азии и Африки.

Русские анималисты изображали и изображают пещерного льва, похожего обликом на современных африканских львиц. Наиболее удачны в этом отношении картины палеонтолога и художника К. К. Флерова, выполненные при моей консультации (рис. 1, *1*).

ВЫВОДЫ

1. Пещерные львы были характерными представителями отряда хищных в мамонтовой — антропогеновой фауне северного полушария.

2. Внешним видом, черепными и скелетными признаками пещерные львы были больше похожи на современных львов, чем на тигров. Признаки черепа и скелета ягуара были выражены слабее львиных и тигриных как у евразийских, так и у американских особей. Окраска пещерных львов была бледно-палевой или глинистых тонов, как у пумы или львицы, и гармонировала с ландшафтом выгоравшей летом степи и светло-коричневыми зимними тонами кустарников речных долин.

3. По происхождению — филогенезу и экогенезу — пещерные львы представляют скорее всего редкий пример третичного реликта в преобразованной к плейстоцену местной субтропической фауне средних широт Европы. Аналогия с этим усматривается в истории мамонтов.

Учитывая быстрый темп эволюции в семействе *Felidae*, можно предположить, что ближайшим плиоценовым предком пещерных львов была арвернская пантера — *Panthera arvernensis* Croiz. et Job. Западной Европы. Эти предки, вероятно, имели и признаки ягуара — *Panthera* (*Jaguarius*) *onca* L.

В Северную Америку пещерные (ужасные) львы, судя по палеонтологическим фактам, вселились в позднем плейстоцене из Евразии.

4. Предками современного африкано-азиатского льва и тигра пещерные львы не являлись, так как уже достигали по ряду признаков большей специализации, нежели первые два вида. В пределах СССР почти все плейстоценовые находки костей гигантских кошек уверенно отнесены к пещерному льву. Остатки обыкновенных львов обнаружены в наших пределах пока лишь в позднеголоценовых слоях северного Причерноморья, а тигров — только в верхнеплейстоценовых и голоценовых слоях южного Приморья — на Дальнем Востоке.

5. Уместно различать два вида пещерных львов: европейско-азиатского — *Panthera* (*Leo*) *spelaea* Goldfuss и американского — *Panthera* (*Leo*) *atrox* Leidy. Американские (калифорнийские) львы отличались в среднем несколько большей величиной от евразийских.

6. В стратиграфическом смысле остатки пещерных львов залегают в отложениях всех горизонтов плейстоцена — от древних, гюнц-миндельских, слоев Зюссенборна, Мосбаха, Тирасполя до поздних, вюрмских, слоев Вестерегельна, Новгород-Северска и костенковского Придонья. В Северной Америке остатки ужасных львов известны пока лишь для позднего плейстоцена (Illinoian—Wisconsin). Наибольшая консервация остатков, а очевидно, и расцвет численности пещерных львов имели место в позднем плейстоцене — вюрме.

7. В тафономическом отношении захоронения остатков пещерных львов связаны с пещерными слоями в районах карста, русловыми и пойменными отложениями древних потоков, отложениями озер и делювием склонов в пределах обширных равнин. Большое число остатков — до 3% (!) всех костей охотничье-промысловых видов — сохранилось лишь в слоях позднепалеолитических стоянок.

Еще бо́льшие скопления остатков пещерных львов происходили в захоронениях с асфальтом — в смоляных ловушках Ранчо Ля Бреа и Бинагады.

8. Ареал пещерных львов в отдельные отрезки плейстоцена занимал всю северную половину Палеарктики и Неарктики в пределах широт 35—60° в Европе и, вероятно, Северной Африке; 40—70° в Азии и 30—65° в Северной Америке (см. карты, рис. 31, 38). В ландшафтном смысле это были древние зоны степи, лесостепи, светлохвойной тайги и тундростепи. Существование этого вида в плейстоцене восточной Экваториальной Африки сомнительно.

9. По экологии, способам добывания жертв и повадкам (этологии) пещерные львы приближались к современным африкано-азиатским львам, но отличались холодовыносливостью подобно рысям и североамериканским пумам.

10. Пещерные львы Европы занимали видное место в охотничьем промысле и в первобытных религиозных представлениях палеолитических племен. Их черепа укладывались на крыши хижин (с завалинками из костей мамонтов). По числу изображений, оставленных художниками каменного века, пещерные львы стоят на 6—7-м месте среди других выдающихся членов позднепалеолитического териокомплекса.

11. Вымирание пещерных львов произошло около 11—10 тысячелетий тому назад как в Евразии, так и в Америке. Оно было обусловлено общим планетным процессом обеднения голарктической плейстоценовой фауны крупными млекопитающими, в особенности крупными копытными.

12. Возможно, что небольшие популяции пещерных львов пережили ранний голоцен в лесостепных плоскогорьях Забайкалья, Монголии и Северного Китая, где уцелел до наших дней и наиболее полный комплекс копытных. Косвенное подтверждение этому можно усматривать в древнекитайских и южносибирских скульптурах и рисунках с изображениями львиноподобных хищников.

Промеры черепов и костей

Таблица 6

Размеры (в мм) осевых черепов (cranium) пещерных львов

Промеры	Англия: пещера Сендфорд Хилл, № 1	Англия: пещера Сендфорд Хилл, № 2	Англия: пещера Хаттон	Англия: Сендвич, Британский музей	Франция: пещера Кайярк (по Boule, 1906)	Франция: пещера Марс (по Boule, 1906)	ГДР и ФРГ: Пегнитц-Вейдельванг (по Heller, 1953)	Румыния: Южные Карпаты, Игрица (по Terzea, 1965)
Длина								
основная	330.2	—	294.6	266.7	—	—	325	298
кондило-базальная	—	—	—	—	350	320	—	317
общая	—	—	335.2	304.8	393	354	381	333
твердого нёба	—	—	—	147.3	—	—	—	—
зубного ряда до клыка	—	—	—	—	—	—	124	110
P^2/ширина	—	—	—	—	9/—	9/—	—	—
P^3/ширина	—	—	—	—	26/—	26/—	—	26/14.5
P^4/ширина	—	—	—	—	37/—	39/—	—	37.2/19.2
лицевой части до назион	—	—	—	—	—	—	—	—
мозговой части от назион	—	—	—	—	—	—	—	—
носовых костей	—	—	—	—	—	—	94	82
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	—	—	—	—	—
слуховых пузырей/ширина	—	—	—	—	—	—	23/21	25/20
Ширина								
в клыках	—	—	—	—	—	—	—	—
в P^4	162.5	177.8	152.4	149.8	—	—	141	138
носовых костей	—	73.6	63.5	58.4	—	—	58	55.1
в подглазничных отверстиях	101.7	104.1	99	91.4	—	—	107	101
межорбитальная	81.2	—	68.5	63.5	—	—	78	70.4
в надглазничных отростках	—	—	114.3	96.5	—	—	—	—
височного перехвата	—	—	—	—	—	—	54	56
мозговой капсулы	—	—	—	—	—	—	—	—
в скулах	231.4	—	233.6	—	265	241	252	232
между большими нёбными отверстиями	—	—	—	—	—	—	—	—
хоан	—	—	—	—	—	—	—	—
между слуховыми отверстиями	—	—	—	—	—	—	—	—
мастоидная	139.7	—	134.2	124.4	—	—	—	—
затылочных мыщелков	—	—	—	—	—	—	—	134
Высота								
в надглазничных отростках	124.4	—	106.6	121.9	—	—	—	137.6
затылка	—	—	99	—	—	—	—	—

Промеры	Чехословакия: Прага, Национальный музей, № 58, ♂	Чехословакия: пещера Слоуп, Брно, Моравский музей, ♂	Чехословакия: пещера Слоуп, Брно, Моравский музей, ♀	Чехословакия: р. Висла, Рудки, Львовский музей, № 574	СССР: р. Десна, Черниговский краеведческий музей, № А-34	СССР: р. Дон, Костенки XIII, ЗИН, № 29396, ♀	СССР: р. Волга, ЗИН, № 4219, ♀
Длина							
основная	—	335	290	—	322	304	—
кондило-базальная	—	350	310	—	—	323	—
общая	—	385	340	—	375	348	—
твердого нёба	—	180	142	—	—	166	—

Таблица 6 (*продолжение*)

Промеры	Чехословакия				СССР		
	Прага, Национальный музей, № 58, ♂	пещера Слоуп, Брно, Моравский музей, ♂	пещера Слоуп, Брно, Моравский музей, ♀	р. Висла, Рудки, Львовский музей, № 574	р. Десна, Черниговский краеведческий музей, № А-34	р. Дон, Костенки XIII, ЗИН, № 29396, ♀	р. Волга, ЗИН, № 4219, ♀
Длина							
зубного ряда до клыка	103	125	101	—	115	113	—
P²/ширина	11/—	8/7	9/8	—	11/—	—	—
P³/ширина	25/—	28/17	25/13	—	28/16	—	—
P⁴/ширина	35/—	48/22	37/18	—	39/21	35.5/19	—
лицевой части до назион	—	—	—	—	176	158	—
мозговой части от назион	—	—	—	—	—	217	209
носовых костей	—	—	—	—	107	94	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	—	185	170	—
слуховых пузырей/ширина	—	55/35	47/29	—	—/33	39/30	—
Ширина							
в клыках	104	115	100	—	111	107	—
в P⁴	123	150	130	—	132	146	—
носовых костей	—	—	—	—	—	57	—
в подглазничных отверстиях	106	111	98	—	103	102	—
межорбитальная	79	93	67	—	78	80	73
в надглазничных отростках	—	—	—	—	112	100	92
височного перехвата	—	—	—	73	71	57	57
мозговой капсулы	—	—	—	—	—	112	—
в скулах	250	265	220	—	240	230	240
между большими нёбными отверстиями	—	—	—	—	54	57	—
хоан	—	45	38	—	37	35	—
между слуховыми отверстиями	106	115	100	—	—	111	—
мастоидная	—	160	140	158	152	144	—
затылочных мыщелков	—	—	—	70	70	69	—
Высота							
в надглазничных отростках	—	155	133	—	118	142	—
затылка	—	—	—	—	—	112	—

Промеры	СССР						
	Кавказ, Бинагады, Естественно-исторический музей, Баку		р. Сисимка, Свердловский краеведческий музей, № 14569, ♂	р. Иса, Всесоюзный геологический институт, № 1417, ♂	р. Иса, Свердловский краеведческий музей, № 9048, ♂	р. Оленёк, ЗИН, № 29398, ♀	о. Большой Ляховский, ЗИН, № 15572, ♂
	№ 1 (25), ♀	№ 2 (24), ♀					
Длина							
основная	248	—	—	300	327	263	—
кондило-базальная	273	—	—	330	360	282	—
общая	310	290	—	355	380	303	—
твердого нёба	128	—	—	153	166	147	—
зубного ряда до клыка	101	97	—	110	117	103	—
P²/ширина	—	—	—	—	8.5/—	9.5/7	—
P³/ширина	23.8/—	23.6/—	—	25.5/—	27/—	24/14	—
P⁴/ширина	34.4/16.7	35/18	—	38/18	38/18	37/18.5	—
лицевой части до назион	135	132	—	155	184	134	—

Промеры	СССР						
	Кавказ, Бинагады, Естественно-исторический музей, Баку		р. Сисимка, Свердловский краеведческий музей, № 14569, ♂	р. Иса, Всесоюзный геологический институт, № 1417, ♂	р. Иса, Свердловский краеведческий музей, № 9048, ♂	р. Оленёк, ЗИН, № 29398, ♀	о. Большой Ляховский, ЗИН, № 15572, ♂
	№ 1 (25) ♀	№ 2 (24), ♀					
Длина							
мозговой части отназион	189	188	—	231	223	190	—
носовых костей	89	80	—	94	100	70	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	176	177	148	—
слуховых пузырей/ширина	47/23	—	43/28	48/19	46/30	41/25	47/31
Ширина							
в клыках	80	88	—	101	110	86	—
в P^4	111	120	—	130	144	121	—
носовых костей	52	54	—	62	61	55	—
в подглазничных отверстиях	85	92		102	102	88	—
межорбитальная	58	67	—	73	77	58	—
в надглазничных отростках	79	100	—	103	108	92	105
височного перехвата	56	67	—	66	72	60	56
мозговой капсулы	101	—	107	123	110	105	105
в скулах	185	—	—	244	244	198	—
между большими нёбными отверстиями	42	50	—	54	60	57	—
хоан	38	—	38	35	37	40.0	—
между слуховыми отверстиями	78	—	84	89	85	81	94
мастоидная	—	—	—	—	—	124	—
затылочных мыщелков	62	—	64	68	73	62	68
Высота							
в надглазничных отростках	105	106	—	121	140	102	—
затылка	—	—	100	—	116	91	—

Промеры	США				
	Лос-Анджелес, университет		Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей		
	№ 20049	№ 14001	№ 2900-4	№ 2900-19	№ 2900-6
Длина					
основная	375.2	404.7	287.9	275.3	269
кондило-базальная	406	424.3	302	293.3	290
общая	447.5	467.5	325.8	322.9	310.3
твердого нёба	—	—	—	—	—
зубного ряда до клыка	129.4	136	104.2	103.8	101.2
P^2/ширина	10.5/—	9/—	8/—	8.2/—	8.7/—
P^3/ширина	30.4/14.9	—/13.7	25.7/12	23.9/12.7	—
P^4/ширина	40.8/22.9	—/21	36.5/18.7	36.6/18.3	37/19.2
лицевой части до назион	209.2	—	156.7	142.9	148.4
мозговой части от назион	—	—	—	—	—
носовых костей	—	—	—	—	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	—	—
слуховых пузырей/ширина	—/30.8	—/35.9	—/23	—/24.7	35.6/22

Промеры	США				
	Лос-Анджелес, университет		Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей		
	№ 20049	№ 14001	№ 2900-4	№ 2900-19	№ 2900-6
Ширина					
в клыках .	127.3	135.9	98.3	98.7	98
в P^4	—	—	—	—	—
носовых костей	—	—	—	—	—
в подглазничных отверстиях . . .	—	—	—	—	—
межорбитальная .	93.5	—	75.3	73.7	68.8
в надглазничных отростках	129.4	—	107.6	109	99
височного перехвата	84.8	84.9	72	77.3	70.7
мозговой капсулы .	—	—	—	—	—
в скулах	276.3	304.3	225.2	203	205.7
между большими нёбными отверстиями	—	—	—	—	—
хоан	—	—	—	—	35
между слуховыми отверстиями . .	—	—	—	—	87
мастоидная	158.2	170.8	132.7	122.8	126.7
затылочных мыщелков	72.1	73.7	58.4	64.2	60.4
Высота					
в надглазничных отростках .	—	—	—	—	—
затылка	—	—	—	—	—

Промеры	США				
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей				
	№ 2900-8	№ 2900-7	№ 2900-5	№ 2900-9	№ 2900-3
Длина					
основная	321.9	313.7	314.6	359.4	388
кондило-базальная	348.7	336.6	332	380.8	410
общая . . .	391.9	373.5	367	429.5	458
твердого нёба	167.3	162.3	161.2	185.0	—
зубного ряда до клыка	112	119.7	117.3	120.4	139.4
P^2/ширина .	9/—	9.8/—	9/—	10.2/—	11.4/
P^3/ширина	27.8/13.7	26.7/13.4	25.6/12	26.2/14.4	30.4/16.2
P^4/ширина . .	40.3/21	40/20	39/19.6	39.5/20.9	45/19
лицевой части до назион	175.8	169.3	167.4	194.4	212
мозговой части от назион	—	—	—	—	—
носовых костей . .	96.3	89.5	91.5	104.1	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	—	—
слуховых пузырей/ширина	—/28	42.5/22.3	—/25.2	43/29.2	46/29.6
Ширина					
в клыках	116.9	111.8	113.2	122.8	141.4
в P^4 . . .	171.4	167.1	163.6	186.8	—
носовых костей	64.7	72.5	70	76.6	—

Таблица 6 (*продолжение*)

Промеры	США				
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей				
	№ 2900-8	№ 2900-7	№ 2900-5	№ 2909-9	№ 2900-3
Ширина					
в подглазничных отверстиях	—	—	—	—	—
межорбитальная	83.6	83.3	80.4	98.3	—
в надглазничных отростках	113.2	119.6	110.5	132	—
височного перехвата	75.5	78.8	74.3	85	—
мозговой капсулы	—	—	—	—	—
в скулах	245	235.3	238.3	296.5	294
между большими нёбными отверстиями	—	—	—	—	—
хоан	—	35	—	35	43
между слуховыми отверстиями	—	89	—	105	105
мастоидная	144.8	140.8	138.2	—	173.6
затылочных мыщелков	70.4	68.4	63.5	74.1	76.8
Высота					
в надглазничных отростках	120.4	108.9	115.8	138.2	—
затылка	116.1	103.6	106.5	120	—

Промеры	США				
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей				
	№ 2900-11	№ 2900-12	№ 2900-10	№ 2900-20	№ 2900-15
Длина					
основная	348.9	346.3	344.2	344.0	340.4
кондило-базальная	374.9	368.9	368.6	366	361
общая	432.8	417.3	419.2	406.8	400
твердого нёба	—	—	—	—	—
зубного ряда до клыка	—	128.8	122.5	125.2	117.2
P^2/ширина	—	9.6/—	10.1/—	10/—	7.3/—
P^3/ширина	—	30.6/15.5	28/15.9	28.3/14.5	25.3/14.9
P^4/ширина	—	42.2/21.2	40.5/20.4	40/20.8	40.8/21.4
лицевой части до назион	192.8	179.7	179.6	193	184
мозговой части от назион	—	—	—	—	—
носовых костей	—	—	—	—	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—	—	—
слуховых пузырей/ширина	—/29.2	—/26.2	—/29.9	—/27.9	—/29
Ширина					
в клыках	128.3	122.6	110	127.3	115
в P^4	—	—	—	—	—
носовых костей	—	—	—	—	—
в подглазничных отверстиях	—	—	—	—	—
межорбитальная	106.6	91.3	87.5	91.9	—
в надглазничных отростках	—	119.8	121.4	121	114
височного перехвата	78	89	80.8	81	79
мозговой капсулы	—	—	—	—	—

Промеры	США Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей № 2900-11	№ 2900-12	№ 2900-10	№ 2900-20	№ 2900-15
Ширина					
в скулах	280	247.6	244	248	—
между большими нёбными отверстиями	—	—	—	—	—
хоан	—	—	—	—	—
между слуховыми отверстиями	—	—	—	—	—
мастоидная	—	151	165.4	160.7	—
затылочных мыщелков	78.6	70.6	76.2	73	71.9
Высота					
в надглазничных отростках	—	—	—	—	—
затылка	—	—	—	—	—

Промеры	США Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей № 2900-18	№ 2900-16	№ 2900-17
Длина			
основная	338.9	306.8	290
кондило-базальная	—	328	311.3
общая	—	368.9	—
твердого нёба	—	—	—
зубного ряда до клыка	—	111.7	109.3
P^2/ширина	—	7.6/—	10/—
P^3/ширина	—	25.9/12.3	25/12
P^4/ширина	—	38.3/19.3	35/18.4
лицевой части до назион	180.9	156.9	155.3
мозговой части от назион	—	—	—
носовых костей	—	—	—
мозговой части от надглазничного отростка	—	—	—
слуховых пузырей/ширина	—/27	—/21.1	—/22.7
Ширина			
в клыках	116	104.3	98.8
в P^4	—	—	—
носовых костей	—	—	—
в подглазничных отверстиях	—	—	—
межорбитальная	88.3	74.6	77
в надглазничных отростках	—	101.4	101
височного перехвата	89.6	71	71
мозговой капсулы	—	—	—
в скулах	—	—	212.2
между большими нёбными отверстиями	—	—	—
хоан	—	—	—
между слуховыми отверстиями	—	—	—
мастоидная	—	132.2	133.5
затылочных мыщелков	—	62.4	69
Высота			
в надглазничных отростках	—	—	—
затылка	—	—	—

Таблица 7

Размеры (в мм) нижних челюстей (mandibula) пещерных львов

Промеры	Англия		Франция		Италия
	пещера Бледон, Таунтонский музей	пещера Сендфорд Хилл, Таунтонский музей	пещера Кайярк (по: Boule, 1906)	пещера Марс (по: Boule, 1906)	Экуй (по: Dawkins a. Sanford, 1866—1872)
Длина					
челюсти	251.5	228.6	254	235	—
симфиза	91.4	76.2	—	—	—
диастемы	22.9	35.6	—	—	20—33.4
зубного ряда от клыка/от резцов	—	—	—	—	—
C/ширина	—	—	23/ —	24/ —	—
P_3/ширина	—	—	20/ —	18/ —	20/ —
P_4/ширина	—	—	26/13	28/13	20/13
M_1/ширина	—	—	28/15	29/14	28/15
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—	—
Высота					
в области P_4	61	43.2	47	47	47
в венечном отростке	127	—	—	—	—

Промеры	Румыния			СССР		
	Южные Карпаты, пещера Байя де Фиер (по: Terzea, 1965)			стоянка Будешты I, АН Молдавской ССР, Кишинев		р. Днепр, Кременчуг, АН УССР, Киев
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 1	№ 2	
Длина						
челюсти	—	—	—	—	—	—
симфиза	—	—	—	50	55	70
диастемы	21	23	26	25	21	26
зубного ряда от клыка/от резцов	—	—	—/135	104/111	107/—	≈130/—
C/ширина	—	—	—	18/—	21/—	—
P_3/ширина	17.5/9.5	19/9.9	—	—	—	19/10
P_4/ширина	27/13.3	26/12	28.5/14	23/11	23.5/11	28.5/13.4
M_1/ширина	—	28/14	—	26/13	25.5/11.5	31.4/14.8
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—	—	—
Высота						
в области P_4	49.5	—	55.5	—	—	50
в венечном отростке	—	—	—	—	—	—

Промеры	СССР				
	р. Днепр, стоянка Кодак, АН УССР, Киев		р. Волга, Тула, ПИН, № 792-1	р. Дон, с. Шубное Воронежской области, ЗИН, № 29417	р. Волга, Черный Яр, ПИН, № 345-16
Длина					
челюсти	—	—	—	247	—
симфиза	—	—	65	64	84
диастемы	—	—	20	24	29
зубного ряда от клыка/от резцов	131/ —	—	108/114	123/126	140/145
С/ширина	29.4/21.7	—	20.5/—	28/19	38/—
P_3/ширина	20/9.7	—	16.5/9	—	21/—
P_4/ширина	26/14	26.7/13.5	24.6/12	26/13	26.3/14
M_1/ширина	30/15.7	30/15.7	27/12.3	28/13	29.5/14
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—	—
Высота					
в области P_4	56.6	—	42	49	55
в венечном отростке	—	—	—	—	126

Промеры	СССР					
	Кавказ				р. Печора, пещера Медвежья, Сыктывкарский музей	р. Иса, Всесоюзный геологический институт, № 1417
	Бинагады			пещера Буп (по: Векуа, 1962а)		
	Естественно-исторический музей, Баку		ЗИН, № 24409			
	№ 1 (25)	№ 4				
Длина						
челюсти	202	185	208	281	221	238
симфиза	—	—	68	—	73	—
диастемы	21	20	24	38	23	24
зубного ряда от клыка/от резцов	111	105	119/126	—	118/126	—/124
С/ширина	—	—	23.5/18	—	—	29/ —
P_3/ширина	—	—	17.5/8	20.5/11	—	19/ —
P_4/ширина	—	—	25.5/13	31.9/15	27/12.5	27/13
M_1/ширина	26.2	26.5	29.5/15	30.2/—	26/13.5	28/14.5
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	59	—	66	—
Высота						
в области P_4	—	—	42	53 *	49	55
в венечном отростке	—	—	105	—	100	—

* Промер перед P_3.

Таблица 7 (*продолжение*)

Промеры	СССР					
	р. Обь, Красный Яр, Томский музей				о. Большой Ляховский (по: Вангенгейм, 1961), ГИН, № 367	р. Колыма, Березовка, ЗИН, № 29405
	№ 2973	№ 2964	№ 2995	№ 64		
Длина						
челюсти	—	—	—	—	240	226
симфиза	65	68	68	62	—	78
диастемы	32	22	27	26	26	27
зубного ряда от клыка/от резцов	122/127	123/123	119/125	119/124	—	121/128
C/ширина	—	27/19	—	—	—	—
P_3/ширина	—	17/—	16.5/—	16.5/8.3	21.2/—	—
P_4/ширина	26.4/12.3	25/—	27/13	25/11.4	28/—	27/13
M_1/ширина	25/14	26/13	27/14	23.7/13.2	29/—	30/14
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—	—	70
Высота						
в области P_4	46.5	46	46	45.5	56.2 *	45
в венечном отростке	—	—	—	—	—	95

Таблица 7 (*продолжение*)

Промеры	США				
	Аляска (по: Whitmer a. Foster, 1967)	Лос-Анджелес, университет		Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей	
		(по: Merriam a. Stock, 1932)			
		№ 20049	№ 14001	№ 2901-6	№ 2901-10
Длина					
челюсти	255	309.3	318	206	273.4
симфиза	73	80.9	99.3	67.2	82.2
диастемы	—	—	—	—	—
зубного ряда от клыка/от резцов	—/132	—/150	—/156	—/116.4	—/143.5
C/ширина	30/21.5	30.2/20.8	—	21.8/15.1	28.9/19.8
P_3/ширина	18.4/9.5	21.6/12	20.5/17.5	17/9.8	19.5/11.3
P_4/ширина	27.8/13	31.3/14.7	32.1/16.9	25.8/12.6	29.5/14
M_1/ширина	27.3/13.5	30.7/16	33.9/17.2	27.1/13.4	29.8/14.9
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	80	—	—	—	—
Высота					
в области P_4	—	56.6	59.7	38.9	52.9
в венечном отростке	125	—	—	—	—

Промеры	США			
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей			
	№ 2901-20	№ 2901-24	№ 2901-5	№ 2901-7
Длина				
челюсти	273.1	257.5	243.8	242
симфиза	82.7	71.2	82.2	71
диастемы	—	—	—	—
зубного ряда от клыка/от резцов	—/144.5	—/134.9	—/131.6	—/132.8
С/ширина	29.3/20	27.5/22	25.2/19	—
P_3/ширина	20/11.7	19.6/11.3	18.1/10.3	18.9/10.2
P_4/ширина	28.5/15	29/15.4	28.7/14	27.7/13.5
M_1/ширина . .	29.9/15.3	29.6/14.8	28.5/14.9	27.5/14.6
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—
Высота				
в области P_4 . .	53	54	46.8	48.9
в венечном отростке	—	—	—	—

Промеры	США			
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей			
	№ 2901-16	№ 2901-25	№ 2901-23	№ 2901-26
Длина				
челюсти	242	237.8	238.3	235
симфиза	72.2	76	75.3	74
диастемы	—	—	—	—
зубного ряда от клыка/от резцов	—/127.4	—/135	—/129.5	—
С/ширина	25.8/16.4	—	24.4/15.5	—
P_3/ширина	18.2/9.4	20.6/11.5	—	21/11.4
P_4/ширина	26.4/12.6	32.3/15.7	28.1/13.7	29/14
M_1/ширина	28.3/13	32/16.8	28.3/13.4	30.5/14.5
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—
Высота				
в области P_4 .	45	49.3	47.5	47
в венечном отростке	—	—	—	—

Промеры	США			
	Ранчо Ля Бреа, Лос-Анджелесский музей			
	№ 2901-4	№ 2901-27	№ 2901-3	№ 2901-15
Длина				
челюсти	217	218	309.5	276.8
симфиза	69.5	67.6	94	79.5
диастемы	—	—	—	—
зубного ряда от клыка/от резцов	—/119.3	—	—/156.7	—/142.7
С/ширина	23.6/15.1	—	30.4/21.6	27.3/19.3
P_3/ширина	17/8.9	19.6/10.5	21./13.2	20.2/12.5
P_4/ширина	26.3/12	27.5/13.4	32.3/16.8	30.5/14.4
M_1/ширина	26.9/13.5	27.7/13.4	33.7/17.5	30/15.5
между нижнечелюстным отверстием и сочленовным концом	—	—	—	—
Высота				
в области P_4 .	45.3	43	60.7	55.6
в венечном отростке	—	—	—	—

Таблица 8

Размеры (в мм) плечевых костей (os humerus) пещерных львов

Промеры	Выхватинцы, Молдавия, ЗИН, № 25978	Костенки IV, ЗИН, № 20653	Бинагады: ЗИН, № 29082	Бинагады: Естественно-исторический музей, Баку	Россолово, ЗИН, № 13883	р. Кама, ЗИН, № 26115	р. Волга, п-ов Тунгус, ПИН
Наибольшая длина по наружному краю . . .	—	—	358; —	343	334	—	—
Наибольший передне-задний диаметр верхнего эпифиза	—	—	104; —	102	96	—	—
То же нижнего эпифиза	66	63	65; 64	64	62	57; 56	55
Наибольшая ширина нижнего эпифиза	101	89	90; 90	88	90	79; 82	74
Наименьший передне-задний диаметр диафиза	46	—	38; 31	34	31	—; 33	28

Промеры	р. Печора, Медвежья пещера, ЗИН, № 29397	Западная Сибирь, р. Обь, Томский музей: № 51	Западная Сибирь, р. Обь, Томский музей: № 2970	р. Лена, ЗИН, № 29421	р. Алдан, ЗИН, № 29401	р. Яна, ЗИН, № 29400
Наибольшая длина по наружному краю . . .	335	—	315	—	—	—
Наибольший передне-задний диаметр верхнего эпифиза	100	—	93	103	—	—
То же нижнего эпифиза	60	68	58	—	67	55
Наибольшая ширина нижнего эпифиза . . .	91	93	84	—	94	84
Наименьший передне-задний диаметр диафиза	40	37	28	—	35	27

Таблица 9

Размеры (в мм) локтевых костей (os ulna) пещерных львов

Промеры	р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653	Кавказ, Бинагады, Естественно-исторический музей, Баку	р. Волга, Никольское (по Громовой, 1932)	р. Печора, пещера Медвежья, ЗИН, № 29397	р. Вятка, Соболево, Кировский музей
Наибольшая длина	365	346	420	370	~360
Наибольший передне-задний диаметр верхнего конца	58	52	79	54	60
То же против суставной выемки	44	—	—	41	—
Диаметр суставной выемки	34	—	—	39	42

Промеры	р. Иртыш ЗИН, № 8763	р. Обь, Красный Яр, Томский музей, № 1212	р. Нижняя Тунгуска (по Ван-генгейм, 1961), ГИН	р. Селенга, ЗИН, № 20098	р. Алдан, ЗИН, № 29401
Наибольшая длина	360	—	425	346	358
Наибольший передне-задний диаметр верхнего конца	50	56	—	50	52
То же против суставной выемки	41	53	—	39	38
Диаметр суставной выемки .	34	43	—	34	30

Таблица 10

Размеры (в мм) лучевых костей (os radius) пещерных львов

Промеры	р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653 (2)	р. Дон, Костенки VIII, ЗИН, № 25450	р. Вятка, Соболево, Кировский музей	р. Иртыш, Зыряновск, АН Каз.ССР, № 3 $\frac{144}{1960}$
Наибольшие диаметры верхнего эпифиза:				
поперечный .	43	38	38	42
продольный .	31	28	28	28

Таблица 11

Размеры (в мм) пястных костей (metacarpalia) пещерных львов

Промеры	Кавказ		р. Обь, Ачинск, ЗИН, № 17286	о. Большой Ляховский, ГИН, № 367/154
	Бинагады, ЗИН, № 24409	Бинагады, Естественно-исторический музей, Баку		
Наибольшая длина/ поперечный диаметр II .	107/14.5; 107/17	105/16.5	—	—
III .	—	119/16	—	—
IV .	114/15; 119/16; 118/15	115/15	124/16	—
V .	95/14; 88/12.5	95/14	—	101/16

Таблица 12

Размеры (в мм) таза (os pelvis) пещерных львов

Промеры	Кавказ		р. Верхняя Печора, ЗИН, № 29397	Западная Сибирь, р. Обь, Томский музей, № 1417	Якутия, р. Вилюй, ЗИН, № 29402
	Бинагады, Естественно-исторический музей, Баку	Бинагады, ЗИН, № 24409			
Длина таза . . .	343	295; —	353	—	—
» седалищной кости от центра суставной ямки . .	150	124; 112	152	—	—
Длина подвздошной кости . .	—	173; —	205	—	—
Высота лобковой кости	—	— ; 62	92	—	—
Наибольший диаметр шейки подвздошной кости .	—	49; 50	59	—	58
Диаметр суставной ямки	—	46; 45	53	55	50

Таблица 13

Размеры (в мм) бедренных костей (os femur) пещерных львов

Промеры	р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653	р. Волга, ПИН, № 113-180	р. Вилюй, р. Тюнг (по Вангенгейм, 1961), ГИН, № 105	р. Яна, ЗИН, № 4221
Наибольшая длина	—	375	340	366
Передне-задний диаметр нижнего эпифиза	73	84	—	78
Поперечный диаметр нижнего эпифиза .	84; 73	77	77	79

Таблица 14

Размеры (в мм) больших берцовых костей (os tibia) пещерных львов

Промеры	р. Днестр, Тирасполь, ЗИН, № 29419	р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653	Кавказ, Бинагады, ЗИН, № 29082	Западная Сибирь, р. Обь, Томский музей, № 2976	р. Лена, ЗИН, № 29421	р. Яна, ЗИН, № 29399
Наибольшая длина . .	—	—	326	—	344	—
Передне-задний диаметр верхнего эпифиза .	—	—	92	—	106	—
То же нижнего эпифиза	40	42	42	42	43	46
Поперечный диаметр верхнего эпифиза .	—	—	82	—	93	—
То же нижнего эпифиза	59	—	59	55	67	—

Таблица 15

Размеры (в мм) пяточных костей (os calcaneus) пещерных львов

Промеры	р. Прут, Старые Друиторы, Кишинев			р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653	р. Волга		р. Обь, Красный Яр, Томский музей, № 3346	р. Алазея, Магаданский музей
	№ 1351	№ 741	№ 742		ЗИН, № 26115	ПИН, № 113-215		
Наибольшая длина . .	111	—	112	—	—	—	126	—
Наибольшая ширина в суставных фасетках	43	40	43	49	48	52	48	57

Таблица 16

Размеры (в мм) таранных костей (os astragalus) пещерных львов

Промеры	р. Дон, Костенки IV, ЗИН, № 20653	Кавказ		р. Обь, Красный Яр, Томский музей, № 185	Новосибирские острова, ЗИН	
		Кударо I, ЗИН, № 24420	Бинагады, ЗИН, № 29074		№ 4222	№ 4223
Наибольшая высота . .	62	63	54; 59	67	56	64
Ширина блока .	41	30	31; 36	34	32	38

Таблица 17

Размеры (в мм) плюсневых костей (os metatarsalia I—V) пещерных львов

Промеры		р. Волга		Кавказ		р. Урал, ЗИН, № 24214	р. Ангара, стоянка Мальта, ЗИН, № 21846	о. Большой Ляховский, ЗИН, № 4224
		ЗИН, № 15691	ПИН, № 113-182	Бинагады, ЗИН, № 24409 (1)	Кударо III, ЗИН, № 29420			
Наибольшая длина/поперечный диаметр	II	—	—	124/16	137/20; 136/19	—	119/15	124/15.5
	III	144/24	137/17	139/18	—	137/20	—	—
	IV	—	—	—	153/21	—	—	—

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова З. А. 1958. Пещерный лев в палеолитическом искусстве. Сов. археол., 3 : 7—17.

Аноним. 1961. О некоторых гибридах Московского зоопарка. В сб.: Московский зоопарк, 3 : 138—140.

Арембовский И. В. 1953. Новые данные о палеонтологической коллекции В. А. Обручева с рекп Оки (Прибайкалье). Тр. Иркутск. гос. унив., сер. геол., 9 : 51—55.

Байков Н. А. 1925. Маньчжурский тигр. Изд. Геогр. общ. по изуч. Маньчж. края, Харбин : 1—17.

Богачев В. В. 1940. Картины первобытной природы Апшерона (Бинагады). Баку : 3—84.

(Брандт И. Ф. и И. Н. Вольдрих) Brandt J. F. u. J. N. Woldrich. 1887. Diluviale Europäisch-Nordasiatische Säugethierfauna und ihre beziehungen zum Menschen. Mem. Acad. Imp. Sci. Petersbourg, VII serie, 35, 10 : 1—162.

Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геол. инст. АН СССР, 48 : 1—181.

Векуа А. К. 1958. О новом местонахождении четвертичных млекопитающих в Восточной Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР, 20, 1 : 47—49.

Векуа А. К. 1962а. К изучению нижнечетвертичных хищных Грузии. Тр. Инст. палеобиол., 7 : 29—50 (на груз. яз.).

Векуа А. К. 1962б. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Изд. АН Груз. ССР. Тбилиси : 1—207+XIX табл. (на груз. яз.).

Верещагин Н. К. 1951. Хищные (*Carnivora*) из бинагадинского асфальта. Бинагадинское местонахождение четвертичной фауны и флоры. Ч. 1. Тр. Ест.-истор. музея АН Аз. ССР, 4 : 28—140+XII табл.

Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 19—74.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд. АН СССР, М.—Л. 1—703.

Верещагин Н. К. 1967. Сравнительная краниологическая характеристика диких кошек СССР. Зоол. журн., 46, 4 : 587—599.

Верещагин Н. К. и Н. Д. Оводов. 1968. История фауны Приморья. Природа, 9 42—49.

Гептнер В. Г. 1940. Некоторые редкие и интересные хищные и копытные Московского зоопарка. Тр. Моск. зоопарка, 1 : 32—44.

Громов В. И. 1934. Новые данные о фауне из палеолитической «стоянки Полякова» (Костенки I). Пробл. истории докапиталист. общ., 9—10 : 165—166.

Громов В. И. 1935. О внешнем виде пещерного льва в связи с некоторыми археологическими находками. Пробл. истории докапиталист. общ., 1—2 : 165—168.

Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Тр. Инст. геол. наук, 64, геол. серия (№ 17): 1—524+5 табл.

Громова В. И. 1928. Находка пещерного льва в Костромской губернии. Природа, 9 : 844—845.

Громова В. И. 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии вообще. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 2 : 69—180+5 табл. и 2 карты.

Громова В. И. и В. И. Громов. 1937. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма в связи с некоторыми вопросами четвертичной стратиграфии. Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертичн. периода Европы, 1 : 52—92.
Ефименко П. П. 1938. Первобытное общество. Огиз-соцэкгиз. Л. : 1—636.
Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. ПИН АН СССР, 24 : 1—179/2 л. илл.
Зубарева В. И. 1949. Фауна палеолитической стоянки Выхватинцы. Природа, 3 : 75—76.
Кастере Н. 1956. Десять лет под землей. М. : 1—139.
(Павлова М.) Pavlow Marie. 1908. Quelques carnivores fossiles du gouvernement de Kherson et de Bessarabie. Зап. Новороссийск. общ. естествоисп., 32 : 1—22+2 табл.
Павлова М. В. 1923. Фауна ископаемых млекопитающих, собранных в бывшей Саратовской губернии близ г. Хвалынска на берегу р. Волги. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 3, 1 : 1—167.
Пидопличко И. Г. 1951. О ледниковом периоде. 2. Изд. АН УССР, Киев : 1—262.
Підоплічко І. Г. 1956. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. Вид. АН УРСР, Київ, вип. 2 : 3—233.
Рогачев А. Н. 1955. Костенки IV — поселение древнекаменного века у села Костенки на Дону. Матер. и иссл. по археол. СССР, 45 : 1—163.
Рябинин А. 1919. Ископаемые львы Урала и Поволжья. Тр. Геол. ком., 168 : 1—24+V табл.
Рябинин А. 1926. О некоторых ископаемых хищниках из послетретичных отложений Пензенской губернии. Тр. Ленингр. общ. ест., 56, 4 : 95—104.
Рябинин А. Н. 1932. Об остатках пещерных льва и гиены из четвертичных отложений Сибири. Бюлл. Информ. бюро Междунар. ассоц. для изуч. четвертичн. отложений Европы, 2 : 1—13.
Рябинин А. Н. 1933. Заметка о позвонке пещерного льва из четвертичных отложений Западной Сибири. Тр. Палеозоол. инст., 2 : 273—277+1 табл. и карта.
Рябинин А. Н. 1937. Заметка об остатках пещерного льва из окрестностей Сочи на Черноморском побережье Кавказа. Тр. сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертичн. периода Европы, 3 : 60—62.
(Северцов Н.) Sewertzow N. 1857. Notice sur la classification multiseriale der Carnivores, specialement des Felides, et les etudes de zoologie generale qui sy rattachent. Revue et magasin de Zool. purect appliquee, ser. 1, 9, Paris : 387—391; 433—439.
Татаринов К. А. 1969. Челюсть пещерного льва из русла реки Вишни. Вестн. зоол. АН УССР, 2: 48—53.
Фокин А. Д. 1957. Находка пещерного льва (с. Соболево Сангурского р-на Кировской обл.). Природа, 6 : 109—110.
Черский М. 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирскою экспедициею 1885—1886 гг. Прилож. к т. XV Зап. имп. АН, I, СПб. : 1—706+5 табл.

Blainville H. M., de. 1839—1864. Osteographie des mammiferes, 2, Des Felis, Paris : 101—113.
Boule M. 1906. Les grands chats des cavernes. Ann. de Paleontol., 1 : 69—95+4 tabl.
Boule M. et de Villenchol. 1927. La grotte d'Observattoire a Monaco. Arch. de l'Inst. de Paleontol. Humaine, 1 1—116+XXVI tabl.
Bourguignat M. J. R. 1879. Histoire des *Felidae* fossiles constates en France dans les depots de la periode quaternaire. J. Tremblay, Paris : 1—54+1 tabl.
Bovard John F. 1907. Notes on Quarternary *Felidae* from California. Univ. Calif., Pub. in Geol., 5, 10 : 155—170.
Capitan L., H. Breuil et D. Peyrony. 1910. La caverne de Font-de-Gaume aux Eyzies (Dordogne). Paris : 157—158.
Colbert E. 1939. Carnivora of the Jung Gur formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 76, 11 : 47—81.
Cope E. D. 1879. On the genera of *Felidae* and *Canidae*. Proc. Acad. Nat. Scienc. of Philadelphia: 168—177.
Cope E. D. 1880. On the extinct cats of America. Amer. Nat., 14 : 833—858.
Dawkins W. B. and W. A. Sanford. 1866—1872. A monograph of the British Pleistocene Mammalia. I. British Pleistocene Felidae. Paleontograph. Soc., 25 : 1—171.
Ditrich W. O. 1968. Fossile Löwen im europäischen und africanischen Pleistozän. Paläontol, Abh., Abt. A, Paläozoologie, 3, 2 : 323—366+VIII Taf.
Ewer R. 1965. Carnivora. In L. Leakey Olduvai Gorge 1951—1961. I. Fauna and Background. Cambridge Univ. Press : 19—23.
Fabrini E. 1892. Su alcuni Felini del Pliocene italiano. Atti della Reale Acead. dei Lincei, 5 ser., Rendiconti, Classe di sci. fis., nat. e mat. Rom, I.

F e r r a n t V. et M. F r i a n t. 1939. Quelqus caracteres de Tigre le *Felis spelaea* Goldf. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2, 11 : 508—512.
F i l h o l E. et H. F i l h o l. 1870. Description des ossements de *Felis spelaea*. Ann. sci. Nat., Zool. et Paleont., 14 : 61+Planch. 1—17.
F r e u d e n b e r g W. 1910. Die Säugethierfauna des Pliocäns und Post-Pliocäns von Mexiko. I: Carnivoren. Geol. und Paläontol. Abh., N. F., 9 : 195—231, pls. 20—29.
F r e u d e n b e r g W. 1914. Die Säugetiere des älterns Quarters von Mitteleuropa. Geol. u. Paläontol. Abh., N. F., 12, 4—5 : 168.
F r i a n t M. 1940. Sur la question des affinites du grand chat des cavernes. Mammalia, Paris, 4 : 88—93.
F r i c k C. 1930. Alaska's frozen fauna. Nat. Hist., 30 : 70—80.
G a u s s e n J. 1964. La grote Ornèe de Galillou (Pres Mussiday, Dordogne). Publ. de L'inst. Préhistoire de L'université de Bordeaux. Impr. Delmas. Bordeaux : 1—68+ +69 table.
G o l d f u s s G. 1821. Osteologische Beiträge zur Kenntnis verschiedener Säugethiere der Vorwelt. IV. Über den Schädel des Hohlenlöwen. Nova Acta Phys. Med. Acad. Caesarea Leopold. Carol., Nat. Currosorum. Hall, 10, 2 : 489—494+ +XLV Taf.
H a l t e n o r t h T. 1936—1937. Die verwandtschaftliche Stellung der Grosskatzen zueinander. Zeitschrift für Säugetierkunde, Bd. 11, 1936 : 32—105; Bd. 12, 1937, H. 2 : 97—240+IV—XIV Taf.
H e l l e r F. 1953. Ein Schägel von *Felis spelaea* Goldf. aus der Frankenalb (zugleich ein Beitrag zum Löwe-Tiger-Problem der diluvialen Grosskatze). Erlanger geol. Abh., Erlangen, 7 1—23.
H e m m e r H. 1967a. Über das Aussehen der klein-bzw. vorder-asiatischen Löwen (*Panthera leo* ssp. bzw. *persica*). Säugetierkundliche Mitteilungen, 15 50—53.
H e m m e r H. 1967b. Fossilbelege zur Verbreitung und Artgeschichte des Löwen, *Panthera leo* (Linne, 1758), mit Gabbild. Säugethierkundliche Mitteilungen, 15, 4 289—300.
H i b b a r d C. W., D. E. R a y, D. E. S a v a g e, D. W. T a y l o r and J. E. G u i l d a y. 1965. Quaternary Mammals of North America. The Quaternary of the United States. Princenton Univ. Press : 509—525.
H i l z h e i m e r M. 1922—1924. Die systematische Stellung von *Felis spelaea* Goldf. Sitz. Ber. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin 11—65.
H o o i j e r D. A. 1947. Pleistocene remains of *Panthera tigris* (Linnaeus)subspecies from Wanhsien, Szechwan, China, compared with fossil and recent tigers from others localitites. Amer. Mus. Novitates, 1346 : 1—17.
H o o i j e r D. A. 1948. Mammalian evolution in the quaternary of southern and eastern Asia. XIII Congr. Intern. de Zool., Compt. Rend., Paris : 507—512.
K l i m a B. 1957. Vyzkum paleolitickeno sidliste u Pavlovy v Roce 1954. Archeologicke rozhiedy, 9, 2 : 150—151.
K o b y F. E. 1941. Contribution a l'etude de Felis spelaea Goldf. Verh. naturf. Ges. Basel., 52 : 168—188.
K o w a l s k i K. 1959. Katalog ssakow plejstocenu Polski. Polska Akad. Nauk, Warszawa—Wroclaw : 7—267.
L e i d y J. 1853. Description of an extinct species of American lion: *Felis atrox*. Trans. Amer. Phil. Soc., 5, 10 : 319—321.
L e r o i - G o u r h a n A. 1930. Prehistoire de l'art occidental. Ed. D'art Lucien Mazenod. Editio — 33, Rue de Naple, Paris : 1—482.
L o u k a s h k i n A. S. 1933. The post-Tertiary fauna of northern Manchuria contemporary with primitiv man. Rep. of XVI Internat. Geol. Congress, Washington 1—7.
L u n d e l i u s E. L. 1967. Late-Pleistocene and Holocene Faunal History of Central Texas. Proc. of the VII Congress INQUA, Yale Univ. Press, New Haven and London, 6 : 287—320.
M a r t i n P. S. 1967. Prehistoric Overkill. Proc. of the VII Congress INQUA, Yale Univ. Press, New Haven and London, 6 : 75—120.
M a t t h e w W. D. 1910. The phylogeny of the *Felidae*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 28 289—316.
M a t t h e y R. 1949. Les chromosomes des vertebres. Lausanne : 1—356.
M e r r i a m J. C. 1909. The skull and dentition of an extinct cat closely allied to *Felis atrox* Leidy. Bull. Dept. Geol. Univ. Calif., 5 : 291—304.
M e r r i a m J. C. and C. S t o c k. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Carnegie Inst., Washington, 422 : 1—232+42 pl.
N e h r i n g A. 1878—1879. Die quaternären Faunen von Thiede und Westeregeln nebst Spuren des vorgeschiechtlichen Menschen. Arch. für Antropol., 10, 1878 : 359—398; 11, 1879 : 1—24.
N o r d m a n n A. 1858. Paleontologie Südrusslands, 11. Helsingfors : 15—190.

P a ł e s L. 1969. Les gravures de la Marche. Publ. de L'inst. de Préhistoire de L'université de Bordeaux. Imprim. Delmas Bordeaux : 1—135+61 pl.
P e i W e n - c h u n g. 1934. On the Carnivora from Locality I of Chou Kou tien. Palaeontol. Sinica, Peiping, ser. C, 8, 1 : 7—166.
P i c a r d L. 1937. Inferences on the problem of the Pleistocene climate of Palestina and Syria drawn from Flora, Fauna and Stratigraphy. Proc. Prehist. Soc., N. S., 3, 1 : 58—70.
P i l g r i m G. E. 1931. Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe in the departament of geology. London : 1—174+2 pl.
P i l g r i m G. E. 1932. The fossil Carnivora of India. Palaeontol. Indica, new ser., 18 : 1—232+1—10 pl.
P o c o c k R. J. 1917. The classification of existing Felidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., ser. 8, 20 : 329—350.
P o c o c k R. J. 1935. Exhibition of skull of a Lion-tiger Hybrid. Proc. Zool. Soc. of London, 4 : 736—740.
R a k o v e c I. 1951. Ianishi lev (*Felis spelaea* Goldf.) iz potojnska jame. Razpr. Clov. Akad. Zuan. Umetn. Class., 4 Hist. nat. med., 1 : 127—172+2 fig.
R e i c h e n a u W. 1906. Beitrage zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus des Sanden von Mauer und Mosbach. Abh. Hess. Geol. Landesanstalt, Darmstadt, 4 : 189—313.
R i e c k G. 1933. Les civilisations paleolithiques du Vogelherd. Preihistoira, II, 11 : 176.
R ö m e r F. 1883. Die Knochenhöhlen von Ojcow in Polen. Palaeontographica, XXIX : 195—233+XXIX Taf.
S a v a g e D. E. 1960. A survey of various late Cenozoic vertebrate faunas of the Panhandle of Texas. Part 3. *Felidae.* Berkeley and Los Angeles Univ. of California Press : 317—344.
S c h a u b S. 1949. Revision de quelques Carnassiers Villafranchiens du Niveau des Etouaires. Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme, Eclogae geol. helv., Genf., 42 : 146—1947.
S i m p s o n G. G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. Amer. Mus. Novitates, 1136 : 1—27.
S t o c k Ch. 1929. Significance of abraded and weathered Mammalian remains from Rancho La Brea. Bull. Sout. Calif. Ac. Scien., 28, 1 : 1—5+2 pl.
S t o n e r R. C. 1913. Recent observations on the mode of accumulation of the Pleistocene bone deposits of Rancho La Brea. Univ. Calif. Publ., 7, 20 : 387—396.
T e g e t m e i e r W. B. 1902. Lion-tiger hybrids. The Field, the country gentlaman's Newspaper, 2581 : 943.
T e r z e a E. 1965. *Panthera spelaea* Goldf. in pleistocenul superior din Romania. Lucrarile Inst. de Speologie «Emil Racovita», 4 : 251—283.
T h e n i u s E. und H. H o f e r. 1960. Stammesgeschichte der Säugertiere. Berlin : 1—322.
T r o m b e F. et G. D u b i c. 1947. Le centre prehistorique de Ganties Montespan (Haute-Garonne). Arch. de l'Inst. de Paleontol. Humaine, Paris, 22 : 72—73, pl. 58, 59.
U r b a i n A. et J. R i n j a r d. 1950. Un hybride de tigre-lion au parc zoologique du bois de Vincennes. Mammalia, 4, 14 : 103—104.
W a n k e l H. 1868. Die Slouper Höhle und ihre Vorzeit. Denkschr. d. kaiserl. Akad. der Wissenschaft., Wien : 95—131+X tab.
W h i t m o r F. C. and H. L. F o s t e r. 1967. *Panthera atrox* (*Mammalia* : *Felidae*) from Central Alaska. J. of Paleontol., 41, 1 : 247—251.
W i n d e l s F. 1950. Lascaux «Chapell Sixtine» de la Prehistoire. Montiguac-sur-Vezere, 1948. The Lascaux Cave Paintings, London : 106—122.
W o i t u s i a k Karolina. 1953. Szczatki lwa jaskiniowego (*Felis spelaea* Goldf.) zjaskini «Wierzchowskicj Gornej». Acta Geol. Polonica, 3, Warszawa: 573—592+ +IV tabl.
W o l f B. 1938. Fauna fossilis cavernorum. 1. Fossilium Catalogus. 1. Animalia. Pars 82 : 1—192.
W u r m A. 1912. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Säugetierfauna von Mauer a. d. Elsenz (bei Heidelberg). I. *Felis leo* fossilis. Jahresber. und Mitt. Oberrhein. geol. Verl., NF, Stuttgart, 2 : 77—102.
Z d a n s k y O. 1925. Quartäre Carnivoren aus Nord-China. Palaeont. Sinica, ser. C, 2, 2 : 1—26+4 pls.

N. K. Vereshchagin

THE CAVE LIONS OF HOLARCTICS

SUMMARY

On the base of studing of the numerous findings of skeleton remains of the large Quaternary Cats the paper states that the cave lion was as independent species of teriofauna of the Quaternary age as the mammoth, the woolly rhinoceros and the cave hyena.

Morphologically and ecologically the cave lion was nearer to the lion rather than to the tiger. The features of the building of the jaguar are traced only in the most ancient late Pleistocene cats. The cave lion originated in the middle latitudes of Eurasia. It penetrated to the North America through the Bering land bridge in the late Pleistocene.

Two species are distinguished conventionally: the European cave lion — *Panthera* (*Leo*) *spelaea* Goldfuss and a more large American one — *Panthera* (*Leo*) *atpox* Leidy.

—

Н. К. Верещагин

ОХОТЫ ПЕРВОБЫТНОГО ЧЕЛОВЕКА И ВЫМИРАНИЕ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СССР

Введение . . . 200
Состав добычи в палеолите . 201
Охоты в палеолите и палеолитическое оружие 205
Использование добытых животных . . 216
Промысловые животные и искусство первобытного человека 217
Охоты в неолите. Типы неолитического оружия 218
Изменения в составе добычи и в териофауне на границе палеолита и неолита 221
Причины гибели и вымирания зверей мамонтовой фауны 224
Выводы 229
Литература 230

ВВЕДЕНИЕ

Характер освоения животного мира нашими далекими предками в каменном веке интересовал уже более 2000 лет тому назад древнегреческих и древнеримских философов. Об этом отчетливо говорит стих 5-й книги поэмы «О природе вещей» Тита Лукреция (в переводе Ф. А. Петровского, изд. 1946г.).

«Диких зверей по лесам они гнали и били
Крепким, тяжелым дубьем и бросали в них меткие камни;
Многих сражали они, от иных же старались укрыться».

Иными словами, по гениальной догадке великого мыслителя, первобытные люди уже в начале своего становления оказались в роли страшных хищников, энергично воздействовавших на окружающую их фауну.

В наши дни эти высказывания Лукреция полностью потверждены огромным археологическим материалом раскопок на всех материках.

Как и где совершился переход от первобытного собирательства и преимущественной растениеядности двуногого примата к плотоядному питанию, нам еще недостаточно известно. Однако в Европе и в Северной Азии (на всей территории СССР) первобытный человек появляется, проникая с юга, с вполне сложившимися мясоедными привычками и адаптациями.

Самые ранние следы искусственных расколов, возможно, сделанных какими-то дошелльскими человекообразными существами, обнаружены нами на костях антилоп и оленей в верхнеплиоценовых—нижнеантропогеновых слоях Причерноморья на Таманском полуострове (Верещагин, 1957).

В результате изучения более 200 палеолитических и неолитических стоянок и поселений с остатками животных четвертичного периода в СССР

зарегистрировано более 70 видов животных, освоенных в той или иной степени в палеолите, и более 60 видов — в неолите (см. табл. 2).

Основной добычей первобытных палеолитических вселенцев оказались на нашей территории крупные плейстоценовые млекопитающие.

Список табл. 2 мог бы быть с большой долей правдивости расширен для палеолита за счет земноводных (*Amphibia*), рыб (*Pisces*), пресмыкающихся (*Reptilia*) и насекомых (*Insecta*).[1] Косвенным подтверждением вероятности такого широкого пищевого набора являются сведения о пищевом режиме современных первобытных племен Африки и Южной Азии. Однако прямых археологических доказательств этого в наших стоянках не имеется. Наряду с этим кости насекомоядных зверьков (*Insectivora*), многих грызунов (*Rodentia*) и птиц, особенно воробьиных (*Passeriformes*), указываемых в фаунистических списках из пещерных стоянок, являются, как правило, остатками пищи сов — филина и сыча, а не первобытного человека.

В составе добычи и способах охот в палеолите по сравнению с Западной Европой (см.: Lindner, 1937) для СССР имеются и отличия, обусловленные главным образом иной палеогеографической обстановкой и ее историей.

СОСТАВ ДОБЫЧИ В ПАЛЕОЛИТЕ

Палеолитические племена, как и современные, всегда добывали и использовали преимущественно тех промысловых животных, которые были у них «под рукой», были массовыми и наиболее доступными. Видовой состав охотничьей добычи, по материалам раскопок стоянок, обычно четко отражает характерные черты палеоландшафтов данного района и лишь несколько расширяет или уточняет наши представления о фаунистических комплексах, полученных при изучении иных — не палеолитических — захоронений. По географическим районам и палеоландшафтным зонам этот состав животных в порядке преобладания выглядит следующим образом.

Кавказский перешеек. В карстовых районах страны в раннем палеолите преобладало добывание пещерного медведя, благородного оленя и козла; реже добывались бизон (зубр), баран, кабан, лошадь, носорог, пещерный лев, барс, пещерная гиена, волк, красный волк, росомаха. Из грызунов добывались сурок и дикобраз, из приматов — макака, из рыб — лосось.

В позднем палеолите преимущественная охота на пещерного медведя сохранилась лишь в горах. В предгорьях Предкавказья в добыче стали преобладать бизон, козел, лошадь, благородный и гигантский олени, кабан, изредка добывались сайгак, серна и лось и почти перестали попадаться пещерная гиена, крупные и мелкие кошки, росомаха. Началась охота на бурого медведя (Верещагин, 1959).

Крым. В раннем палеолите северного предгорного Крыма добыча была чрезвычайно пестрой: гигантский олень, осел, лошадь, мамонт, сайгак, бизон, пещерный медведь. Изредка добывались благородный и северный олени, волосатый носорог, пещерный лев, пещерная гиена, волк, лисица, песец, корсак, росомаха, заяц-русак, кабан и козерог.

В позднем палеолите стало преобладать добывание лошади и осла. Остатки мамонта, волосатого носорога, пещерной гиены, пещерного медведя почти исчезли в отложениях пещер к концу эпохи. В конце палеолита здесь началась охота и на бурого медведя (Громов, 1948).

[1] В пищевой рацион людей Северной Евразии доисторической эпохи входило безусловно еще и множество плодов, семян, орехов, корневищ, побегов трав и деревьев. Документальных сведений об этом у нас почти нет. Крупных птиц отмечено более 10.

Русская равнина. В среднем плейстоцене (миндель-рисс) на южной половине равнины были еще нетронутые или почти нетронутые человеком огромные запасы крупного зверя — «степных» мамонтов, мерковых и волосатых носорогов, эласмотериев, лошадей и ослов, длиннорогих бизонов, гигантских и благородных оленей, лосей, верблюдов (Верещагин, 1953). Состав же охотничьей добычи древних племен известен отсюда с эпохи мустьерской культуры, т. е. с начала позднего плейстоцена. В это время древние обитатели в бассейнах Прута, Днестра, Днепра, Дона, Волги и Урала добывали преимущественно лошадей, бизонов, мамонтов, сайгаков, волков (Паничкина, 1953; Пидопличко, 1954; Верещагин и Колбутов, 1957; Давид, 1961).

Уже в среднем палеолите здесь добывалось ради мяса и шкур до 23 видов зверей. В большинстве археологических раскопок на первых местах по обилию костей и учтенных особей стоят обычно остатки лошади, песца, донского зайца, мамонта, благородного и северного оленей, бурого медведя, волка. Остатки росомахи, пещерного льва, волосатого носорога, сайгака, тура, бизона и овцебыка, как правило, единичны. Кухонные, ритуальные и иные остатки названных животных переслаиваются обычно толщами лёссовидного делювия в пологих балках, открывающихся к долинам рек на их правых берегах. Типичные составы добычи можно видеть в Мезинской стоянке на Десне (Пидопличко, 1959), стоянке Костенки XII на Дону (Верещагин, 1961). Этот состав добываемых зверей прослеживается здесь в варьирующих соотношениях на протяжении всего позднего палеолита. Различия в показателях численности видов для одних и тех же участков объясняются преимущественно характером накопления костеносных пятен на разновременных почвенных уровнях. Дело обычно не в сменах териокомплексов, не в сезонах добывания и специализации охотничьего промысла у разных первобытных племен. О таком разнокачественном накоплении остатков на древних помойках в течение позднего палеолита дает представление раскоп А. Н. Рогачева в Костенках XIV (рис. 1). Однако нельзя отрицать и охотничьей специализации родов и целых племен, особенно при наличии условий, благоприятствующих добыче лишь некоторых видов. Так, например, на стоянке Елисеевичи, севернее Брянска, явно преобладало добывание мамонта, песца, волка и бурого медведя, а копытных добывалось мало (рис. 2).

При большом разнообразии добычи, содержащей тундровых, лесостепных и степных зверей, в ней почти отсутствовали лесные и лесостепные виды (позднее ставшие и таежными) — бурый медведь, лось, косуля, бобр и особенно рысь. Это может быть объяснено только крайне низкой численностью названных зверей в ту эпоху в средней полосе Русской равнины. Не было здесь и настоящих обитателей пустынь — верблюдов, джейранов, гепардов. Между тем в среднем плейстоцене (миндель-риссе) крупные верблюды жили здесь до широты Казани, и их остатки обычны на бечевниках Среднего Поволжья.

О неумении, нежелании добывать этих зверей не может быть и речи: древние обитатели нашей равнины успешно добывали таких опасных и вертких хищников, как волк, бурый медведь, пещерный лев и самых скоростных копытных — плейстоценового осла, сайгака.

При отсутствии пещерных убежищ здесь устраивались открытые стоянки в оврагах высоких коренных берегов рек (рис. 3). Убежищами зимой служили, вероятно, хижины типа чума, вигвама, яранги, крытые шкурами копытных. Основания таких хижин укреплялись и обкладывались мамонтовыми черепами и костями. Обнаруженные в раскопках стоянки Мезин раковины морских, пресноводных и сухопутных моллюсков (всего до 10 видов) употреблялись, вероятно, для украшений (Шовкопляс, 1965).

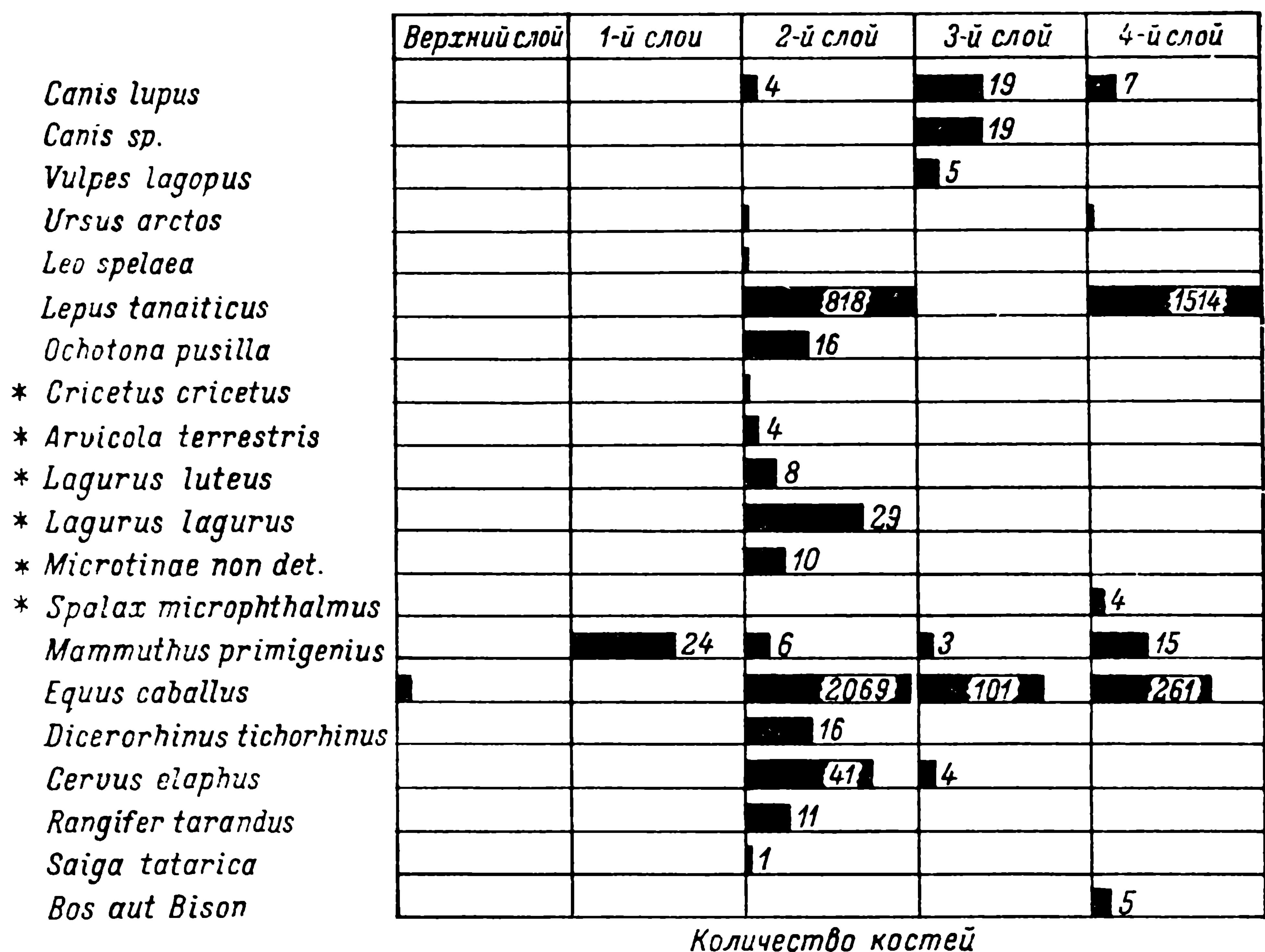


Рис. 1. Видовой состав и численность костей млекопитающих на палеолитической стоянке Костенки XI.

Звездочкой отмечены непромысловые виды.

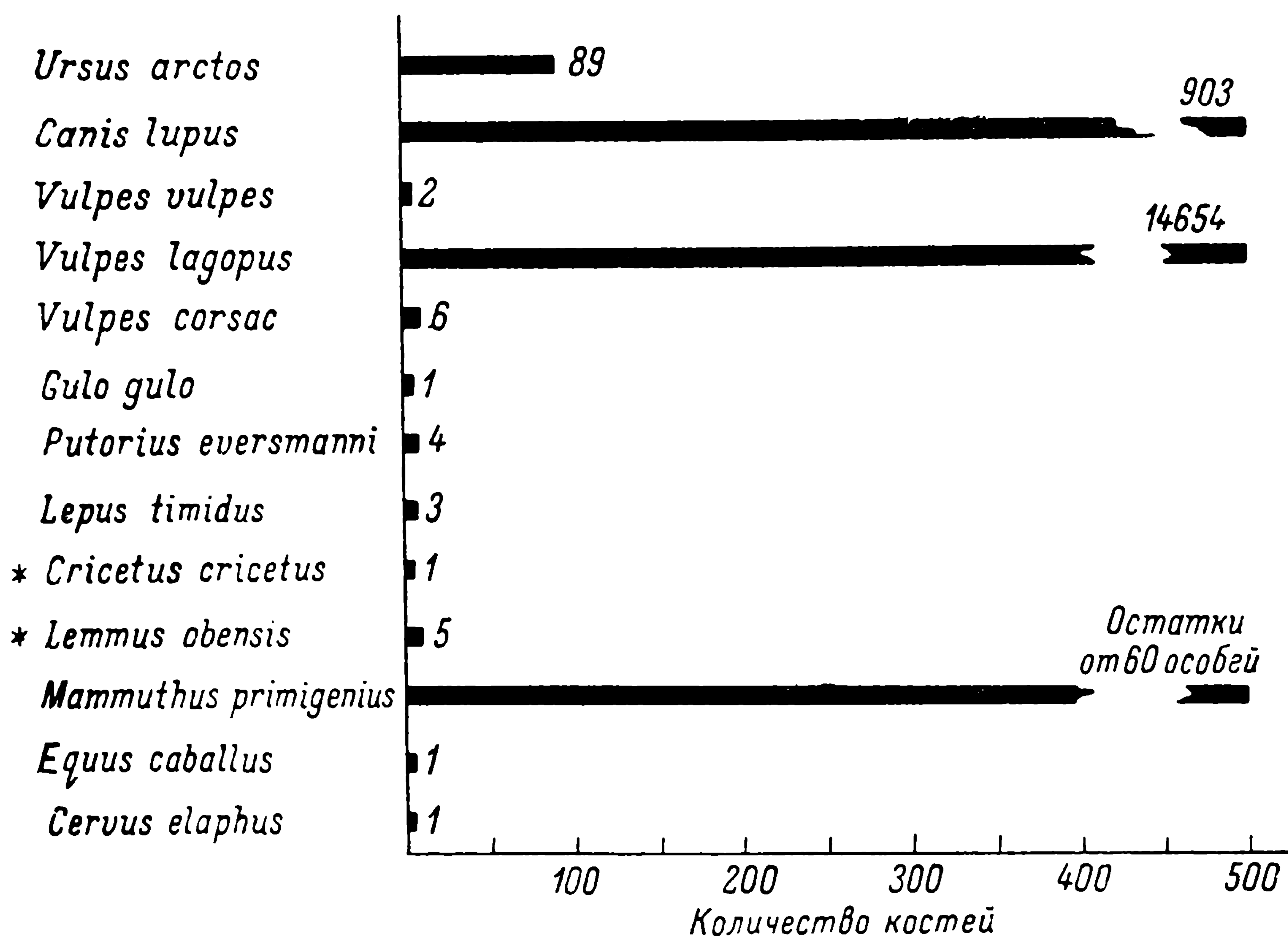


Рис. 2. Видовой состав и численность костей млекопитающих на палеолитической стоянке Елисеевичи.

В средней полосе нашей равнины не сформировалось племен, специализированных на добывании только северных оленей или только бизонов. Состав добычи по долинам среднего течения Буга, Днестра, Днепра, Дона, Волги, Урала был весьма пестрым. Однако в Причерноморье существовали племена, промышлявшие преимущественно бизонов. Судьба этих бизонщиков в дальнейшем пока неизвестна. Возможно, что они, откочевав на север, переквалифицировались на добывание северных оленей, овцебыков. Теперь известно, что позднепалеолитические племена, охотясь на мамонтов, лошадей и северных оленей, проникали на север до низовий Печоры, т. е. до 62—64° с. ш.

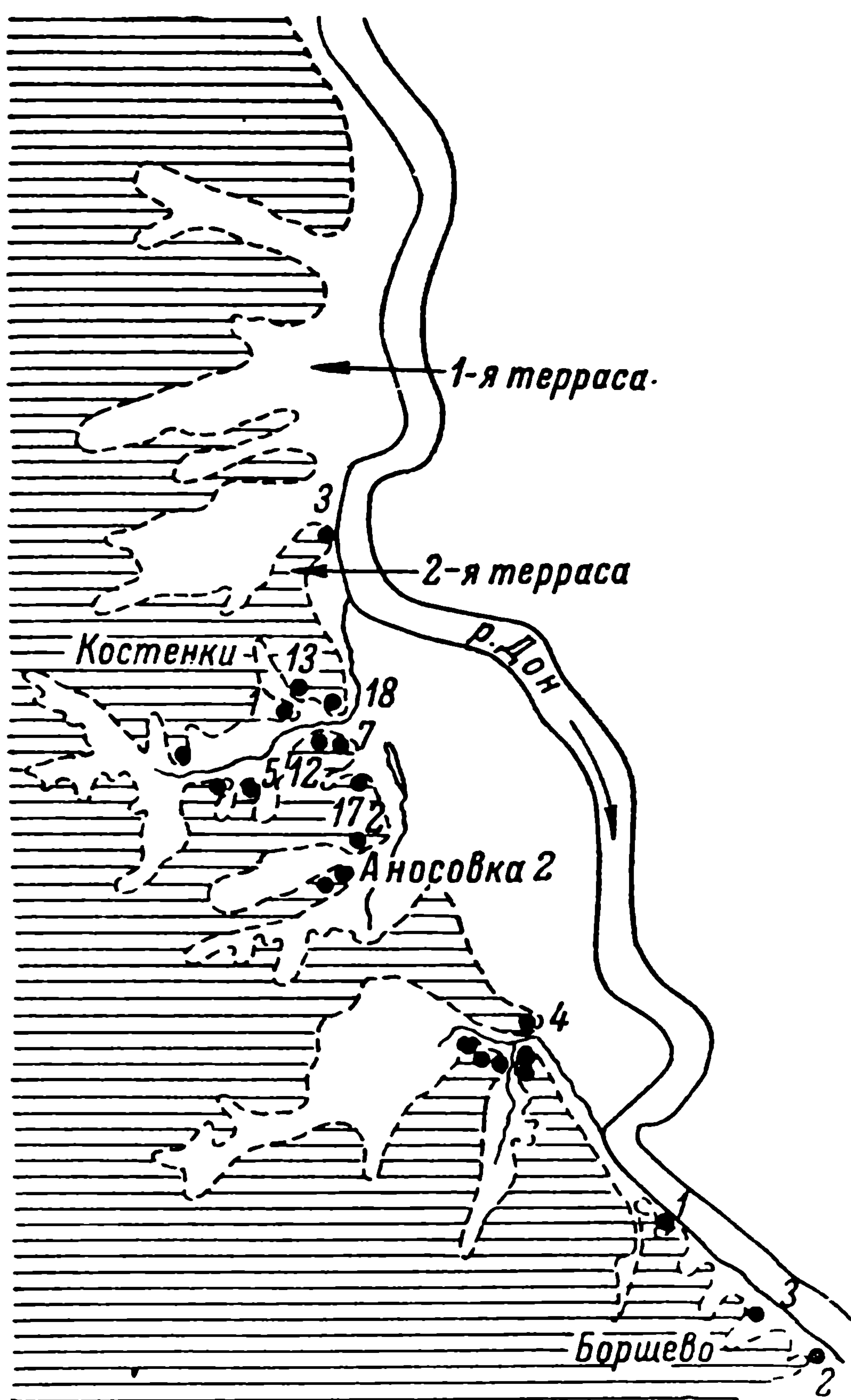


Рис. 3. Схема расположения верхнепалеолитических стоянок на Дону южнее Воронежа. (По Рогачеву, 1954).

Показаны номера некоторых стоянок.

Горный Урал. В добыче верхнепалеолитических уральцев, селившихся в предгорных пещерах, преобладали пещерный медведь, северный олень, волк, росомаха, соболь, мамонт, волосатый носорог, бизон, из птиц — белая куропатка. Изредка попадались косуля и сайгак, проникавшие на север в эпохи остепнений до верховий Печоры (Верещагин и Кузьмина, 1962; Гуслицер и Канивец, 1965; Кузьмина, 1970 — наст. сборник).

Средняя Азия. В предгорной палеолитической стоянке в центре Самарканда обнаруживались остатки лошади, осла, благородного оленя, верблюда, барана и тура. Выше, в отрогах Тянь-Шаня и Гиссарского хребта, в мустьерских стоянках Аман-Кутан и Тешик-Таш, оказались обычными муфлон, сибирский козерог, косуля, бухарский олень, бурый медведь, пещерная гиена, барс, лисица и волк, сурок и дикобраз, степная черепаха (Громова, 1949; Бибикова, 1958; Верещагин и Батыров, 1967).

Восточный Казахстан и Алтай. В позднем палеолите человек охотился здесь преимущественно на лошадь, бизона, архара, кулана, байкальского яка, верблюда, кяхтинского винторога, бурого медведя, косулю, носорога и мамонта. Из птиц использовались тетерев, улар (Верещагин, 1956).

Восточная Сибирь и Южная Якутия. На позднепалеолитических стоянках по Енисею и его притокам и Ангаре в добыче первобытных охотников преобладали северный олень, лошадь, бизон, песец, заяц-беляк, волосатый носорог, мамонт. В долине Ангары добывалось и много птиц (Громов, 1948). Состав добычи древних обитателей Якутии еще слабо исследован, но несомненно был близок к комплексу крупных зверей, известному из толщ вековой мерзлоты (Черский, 1891; Вангенгейм, 1961). Исключительное обилие крупного зверя в плейстоцене

Северо-Восточной Азии, очевидно, и позволило некоторым первобытным племенам широко расселяться здесь, по холодным лесостепным плоскогорьям Охотского побережья и Корякской земли, а затем проникнуть в позднем палеолите через Берингийскую сушу и в Северную Америку.

Уссурийский край. В недавно открытых и раскопанных нами пещерах по Сучану обнаружены расколотые человеком кости животных поздней мамонтовой фауны — мамонта, лошади, бизона, изюбра, волка, бурого медведя, гиены, тигра. Остатки «южноазиатских» «реликтовых» видов — енотовидной собаки, пятнистого оленя встречены преимущественно в послеледниковых слоях (Верещагин и Оводов, 1968).

Итак, массовое добывание крупного зверя палеолитическими ордами в северной половине Евразии сомнению не подлежит. Каннибализм в периоды голодовок был весьма вероятен, но нигде не зарегистрирован палеонтологически. Освоение запасов птиц имело второстепенное значение. Из рептилий осваивалась, вероятно, лишь степная черепаха в Средней Азии. Об амфибиях сведения неопределенны. Из рыб, вероятно, употреблялись в пищу лишь лосось и усач (пещера Кударо на Кавказе). Употребление в пищу моллюсков вызывает сомнение. Сведений о поедании палеолитическими людьми насекомых, в частности массовых видов саранчовых, археология и палеонтология не имеют, но, судя по этнографическим данным о современных первобытных племенах тропической Африки и Азии, оно было более чем вероятно.

ОХОТЫ В ПАЛЕОЛИТЕ И ПАЛЕОЛИТИЧЕСКОЕ ОРУЖИЕ

Исследования многотысячных скоплений костных остатков на палеолитических и неолитических стоянках, каменных и костяных орудий позволяют избегать теперь поспешных гипотез о способах охоты и характере использования добычи первобытным человеком.

Для возникновения и развития охотничьих навыков, а также физиологической адаптации первобытного человека к мясной пище были нужны соответствующие условия. Такими предпосылками могли быть первоначально сезонные голодовки при похолодании климата и смене флор. Возможно, что мясоедность (плотоядность) у высших приматов возникала первоначально при сезонных голодовках как следствие взаимных драк и каннибализма. Поедание себе подобных наблюдается у современных грызунов и копытных. Первобытный человек мог также привыкнуть пользоваться остатками пищи львов и барсов, пока в результате наблюдательности не выработал самостоятельных способов добывания крупного зверя.

Для организации массового добывания зверей в палеолите долгое время решающее значение имело не только обилие стадных травоядных животных, но и удобный для охоты ландшафт.

На равнинах Восточной Европы и Сибири вся жизнь первобытного человека была связана с долинами рек. По долинам и поймам рек сезонно кочевали с юга на север и обратно крупные стада мамонтов, носорогов, косуль, гигантских и северных оленей, кабанов. К водопоям, лугам и лесам пойм тяготели обитатели степных водоразделов, особенно при засухах. В сезоны гололедиц ветвями кустарников и деревьев питались не только лоси, бизоны, туры, лошади, но даже и сайгаки и верблюды.

В поймах рек всегда были участки вязких болот и стариц, где можно было перехватить и добить завязшего по брюхо зверя, а на коренных берегах имелись высокие обрывы и узкие промоины, удобные местами для устройства загонов и самосбрасывания более или менее крупных стад испуганных животных. В зимнее время пойменные озера можно было использовать временами для загона зверей на скользкий или неокрепший





Рис. 4. Обрывы Джугут-Калы (Чуфут-Калы) — место вероятной охоты на плейстоценовых ослов. Фот. Н. К. Верещагина, 1959 г.

лед. На тропах к водопоям, в рыхлом аллювии пойм было нетрудно рыть и маскировать ловчие ямы.

Первоначальной особенностью охот на крупных зверей уже в раннем палеолите был их коллективный характер. Для загонных охот использовались, вероятно, все подвижные члены семьи или группы семей (рода) и целого племени. Успех облавы прямо зависел от числа загонщиков и перехватчиков, которых в первобытной общине было не так уж много. Зависел он непосредственно и от топографии местности. В раннем палеолите Крыма успех загонных охот на плейстоценовых ослов был обусловлен наличием неширoких каньонов и обособленных плато, окруженных верти-

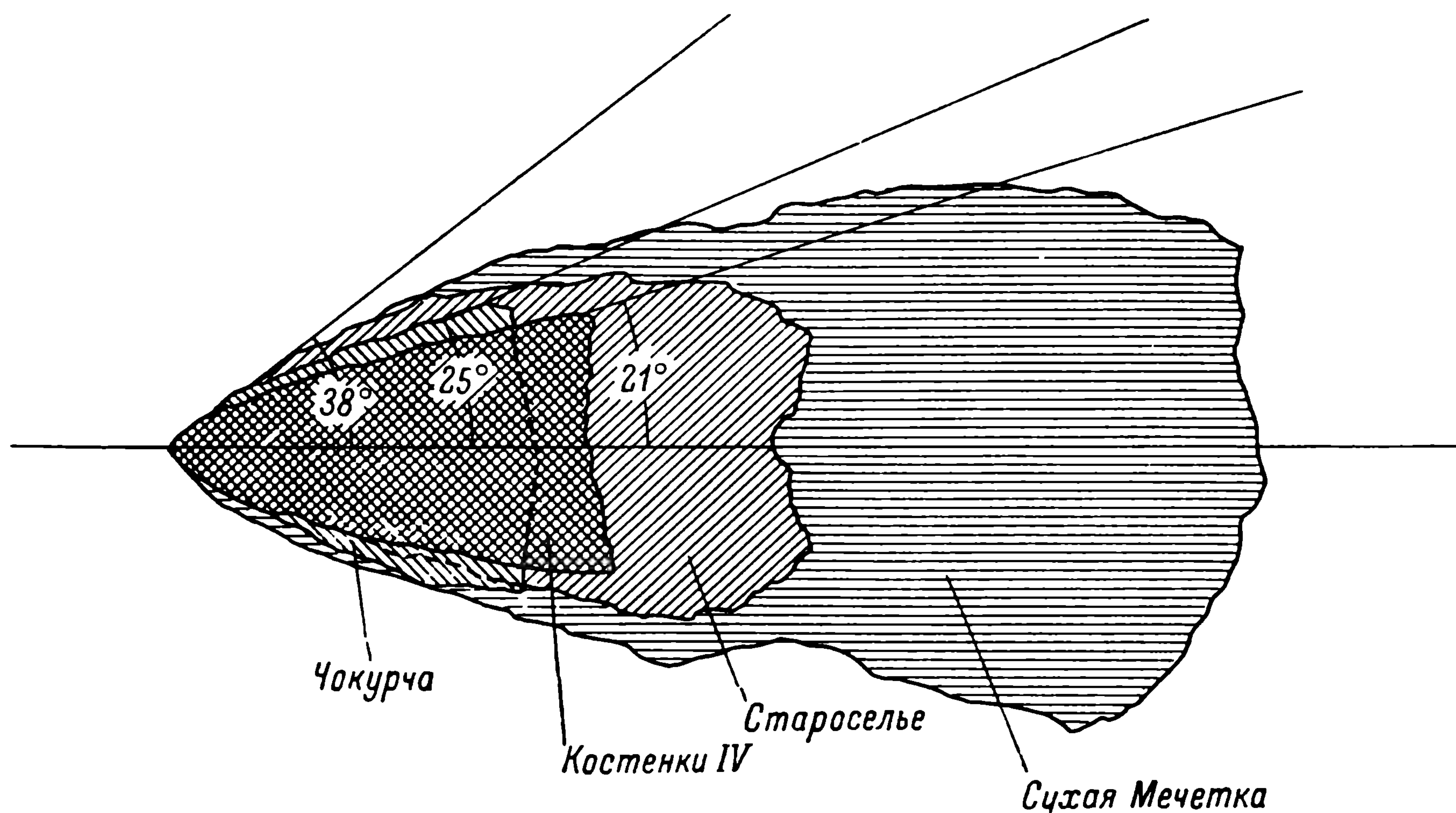


Рис. 5. Контуры кремневых наконечников дротиков из мустьерских и верхнепалеолитических стоянок Русской равнины.

кальными известняковыми обрывами. Весьма убеждает в этом сохранившийся с тех времен рельеф окрестностей Бахчисарая близ мустьерской стоянки Старoселье, с остатками многих сотен ослов. Мчавшиеся от загонщиков стада копытных перехватывались также в узких участках каньонов засадными охотниками и избивались камнями, дубинами, рогатинами, копьями. Идеальным местом для регулярной добычи травоядных здесь было пастбищное плато Джугут-Кала (Чуфут-Кала), окруженное вертикальными обрывами 30—40-метровой высоты (рис. 4, *а*). Напуганные первобытными охотниками ослы, лошади, сайгаки, туры срывались с таких обрывов и разбивались насмерть (рис. 4, *б*).

При установленной способности первобытного человека уже в шелле и ашеле убивать самых крупных травоядных — пещерных медведей, слонов, носорогов, бизонов, еще не ясен вопрос о применявшемся в ту эпоху оружии. Дело в том, что каменные орудия раннего палеолита — крупные речные рубила, грубые остроконечники были явно малопригодны для подвязки на древко и умерщвления крупных зверей, а также для их последующей разделки. Если мощной деревянной дубиной или такой же рогатиной с обожженным концом можно было убить сонного пещерного медведя, то это оружие было бесполезно даже перед полувзрослым, но здоровым мамонтом и бизоном. Только в эпоху ашель—мустье на Кавказе, в Крыму и на Русской равнине появляются уплощенные кремневые остроконечники, иногда с выемкой на заднем крае, относительно пригодные для зажима в древке копья (рис. 5). Очевидно, и легкое копье-дротик, пригодное для дальнего броска на 2—3 десятка метров, появилось здесь

лишь в конце раннего палеолита. В начале позднего палеолита копье достигло уже высокой степени совершенства, но коллективный характер охот сохранялся и развивался.

Доказательства существования крупных загонных охот на бизонов в позднем палеолите обнаружены на равнинах Причерноморья. В Казенной балке близ Амвросиевки уцелели остатки примерно 1000 особей бизонов, в которых при загоне было более или менее удачно брошено не менее 270 копий с кремневыми и 35 с костяными наконечниками (Пидопличко, 1953). Существовали коллективные загонные охоты в палеолите и на мамонтов, для добывания которых, вероятно, как и для бизонов, использова-



Рис. 6. Переправа северных оленей через р. Пясину. Фот. В. Давыдова, июнь 1967 г.

лись глубокие промоины-овраги с отвесными стенками, обычные в лёссовых толщах равнинных степей. Устройство специальных ловчих ям для добывания бизонов, оленей и мамонтов в рыхлом грунте, возможно, также имело место.

На реках Сибири первобытные охотники использовали переправы многотысячных стад северных оленей для сезонной добычи мяса, шкур, сухожилий и рогов этого зверя. Так было, например, на р. Ангаре, близ стоянки Мальта, на р. Бирюсе и во многих других местах (рис. 6).

О существовании различных самоловов на оленей, песца, зайца, белую куропатку в палеолите мы можем лишь догадываться, но можно не сомневаться, что они уже были изобретены в то время. Копытных и даже крупных хищников, вероятно, ловили ременными петлями с вздергивающим приспособлением. Для утверждений об использовании в палеолите при загонах зверей огня — палов или просто факелов, а также направляющих изгородей и сетей у нас не имеется никаких данных.

Охоты на крупного зверя содействовали выработке у первобытных людей коллективных навыков, чувства взаимной выручки. Совершенствование копья как основного оружия в позднем палеолите состояло в улуч-

шении качества кремневых и костяных наконечников, а также древка. Для древков копий и дротиков, вероятно, использовались прямые деревца березы, лиственницы, сосны, ели, можжевельника. Их находили в почти готовом, обтертом виде среди плавника на берегах рек и озер или выламывали и обрезали кремневыми пластинами в густых порослях.

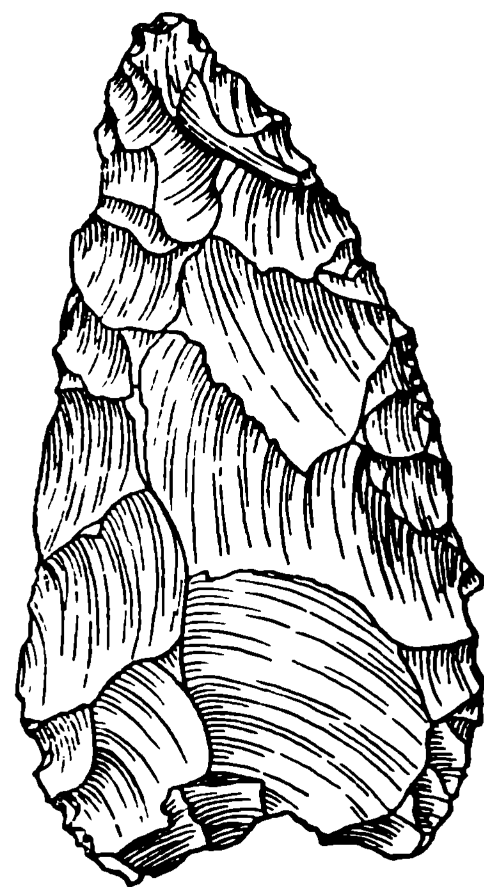


Рис. 7. Кремневый наконечник дротика из верхнепалеолитической стоянки Костенки I. (по Рогачеву, 1954).

Развитие кремневого наконечника копья и дротика шло по линии его уплощения, уменьшения площади поперечного сечения и упрочнения режущих краев ретушью. Основные технические данные этих наконечников — их толщина и угол атаки режущего края — были выработаны первобытными мастерами уже в конце среднего палеолита и с тех пор остались неизменными до века металлов. Очевидно, технически достичь лучшего с этим материалом было нельзя (рис. 5). Этот угол атаки на протяжении первых 10—12 мм лезвия был равен 36—38° и у ранних, и у поздних типов наконечников. Но на следующих 15 мм он снижался до 27°. Особенно изящны тщательно обработанные листовидные наконечники так называемой «стрелецкой культуры» (рис. 7).[1]

Узкие костяные наконечники выстругивались из стенки рога северного оленя. Такие наконечники достигали длины 20—25 см и имели на ребрах продольные пазы. Как оказалось, для их изготовления был пригоден лишь один участок штанги рога, непосредственно над надглазничными



Рис. 8. Дротик разорвал стенку брюха первобытного тура. Пещера Ляско (Дордонь, Франция).

отростками. Весьма вероятно, что в продольные пазы вклеивались или просто врезались режущие кремневые пластинки (рис. 9). Кроме увеличения режущей способности наконечника, эти кремневые бородки удерживали копье в теле, усиливая кровотечение при убегании раненного зверя и ударах торчащего древка о землю, деревья.

[1] Массивные каменные наконечники копий, изображаемые популяризаторами-художниками, — всего лишь личные домыслы авторов.

Выстругивание наконечников производилось из хорошо размоченной штанги оленьего рога кремневыми ножевидными пластинками. Судя по находкам в Елисеевичах и на некоторых стоянках Украины, наконечники, похожие на узкие кинжалы, выделывались и из обрезков некрупных бивней мамонтов, очевидно также хорошо размоченных. Такие наконечники длиною до 30—35 см были более хрупки, нежели из кости оленьего рога. Способ их привязки к дереву не совсем ясен.

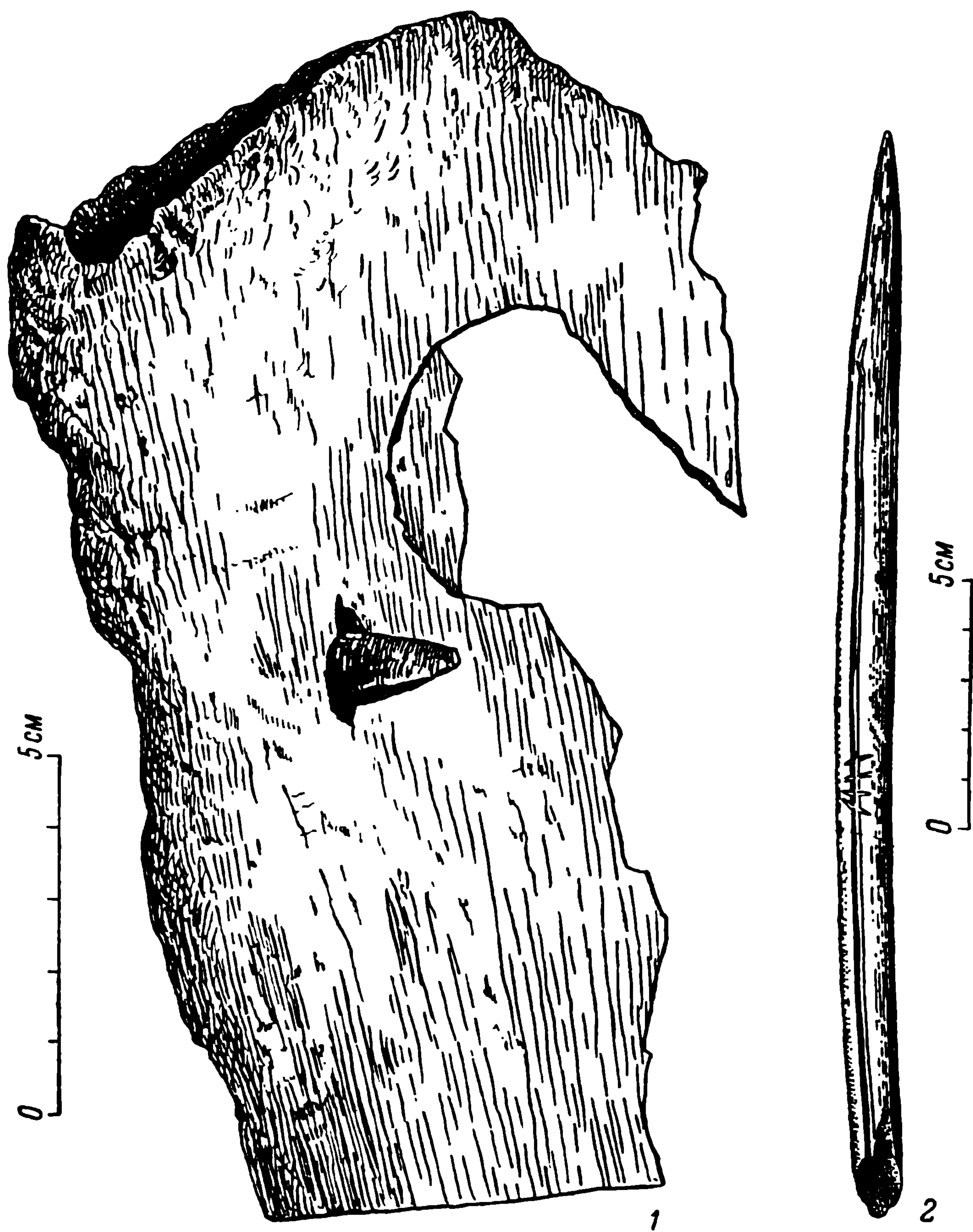


Рис. 9. Наконечник из рога северного оленя пробил лопатку бизона (*1*). Заготовка такого же наконечника (*2*). Верхнепалеолитическая стоянка на Среднем Енисее. Раскопки З. А. Абрамовой.

Легкое метательное копье — дротик, обладавшее большим пробивным эффектом, создало неограниченные возможности добывания самых крупных и опасных зверей одним или несколькими охотниками близ переправ, из засады и при преследовании вдогон. Коллективный загон зверей на обрыв, в овраг, на слабый или голый лед, в вязкое болото становился необязательным. Брошенное за 20—30 м умелой и сильной рукой, копье пробивало между ребер грудную стенку. Еще проще было пробить копьем и разорвать брюшную стенку в области паха, для того чтобы убегающий зверь сам вымотал себе кишки. Известно, что, преследуя сайгака, лошадь или оленя, волки также стараются разорвать на бегу пах своей жертвы.

Что дело обстояло именно так, доказывается широкоизвестным рисунком на стене пещеры Ляско (Дордонь, Франция), где изображен бизон с вывалившимися из пробитой копьем стенки брюха кишками (рис. 8).

К настоящему времени в СССР и за рубежом накопились и описаны находки костей крупных животных, пробитых кремневыми и костяными наконечниками копий и дротиков. Особенно эффектен образец лопатки бизона, обнаруженный З. А. Абрамовой в одной из палеолитических стоянок Среднего Енисея. Охотник промахнулся, и наконечник из рога оленя застрял в толстом крае лопатки, пробив 25 мм костной ткани (рис. 9).

Повреждения костей вызывали у раненых, но уцелевших зверей своеобразные заболевания костной ткани — остеомиелиты, периоститы, описанные даже в особой монографии (Tasnadi-Kubacska, 1962).

По нашим представлениям, появление в позднем палеолите Русской равнины специализированных охотников на мамонтов объясняется именно изобретением узкого кремневого наконечника, способного пробивать брюшную стенку слона и носорога.



Рис. 10. Завал костей и черепов мамонта на стоянке Мезин, р. Десна. Фот. Н. К. Верещагина, 1956 г.

Наибольшее число недоумений и споров у археологов и палеозоологов происходило всегда при обсуждении находок на некоторых поздних палеолитических стоянках Русской равнины сотен и тысяч разбитых и целых костей и черепов мамонтов, а также существование своеобразных завалов из этих костей. Такие костные завалы, или скопления, обнаруженные на Десне (рис. 10), Днестре, Дону, Печоре, а недавно и в Барабе под Новосибирском, описывались обычно как остатки основания хижин (Шовкопляс, 1965). Откуда же черпалось такое количество костей, черепов и бивней мамонтов и каковы были условия и предпосылки для их концентрации на стоянках? По этому поводу существуют две гипотезы.

Первое соображение палеонтологов и археологов (см. обзор у Громова, 1948) заключается в том, что в позднем палеолите первобытные охотники пользовались преимущественно трупами мамонтов, погибших при половодье, разливах, гололедицах и т. п. Г. У Линдберг (1955) считает, что мамонты гибли на островках суши при наступлениях моря.

При исследовании искусственных завалов и куч черепов и мамонтовых костей на палеолитических стоянках Дона, Десны, Днепра (Костенки, Мезин, Кирилловская, Межирич и др.) и при рассматривании чертежей

и фотографий раскопок действительно создается впечатление, что в этих местах первоначально существовали какие-то скопления трупов мамонтов, от которых после мацерации были взяты для завалинок хижин или для ритуальных куч черепа, бивни и отдельные кости.[1] Такие скопления трупов, а затем и скелетов могли образовываться после весеннего водополья или любых катастрофических наводнений в бухточках-логах у западных высоких берегов рек южного направления и на отмелях в участках крутых меандр. Мацерация трупов требовала, вероятно, нескольких лет, так как нет сомнения, что разлагающийся череп мамонта с текучими мозгами и обилием личинок мясных мух был малопригодным материалом как для укрепления завалинок вигвамов или яранг, так и для ритуальных куч. Череп взрослого мамонта с небольшими бивнями, но уже совершенно очищенный и подсохший, весил по крайней мере 160—170 кг, и перетаскивать его даже по льду и мелкому снегу для завалинок за несколько километров вряд ли доставляло большое удовольствие. Лишь одна препарированная нижняя челюсть взрослого слона (и мамонта) весит 30—35 кг. Таким образом, устройство таких завалинок было более вероятным при обилии старого скелетного материала поблизости от стоянок.

Как правило, сторонники «жилищного» варианта проводят прямые параллели в устройстве хижин из мамонтовых костей с жилищами современных лопарей, чукчей, эскимосов, индейцев, т. е. с чумами, ярангами, вигвамами, основания которых действительно обкладываются различным подручным материалом и хозяйственным инвентарем. Такой материал — древесный плавник, старая или новая лодка, челюсть кита или черепа моржей, бивни мамонта, черепа бизонов, овцебыков, рога северных оленей — прижимает полотнища ткани, шкуры, укрепляет остов жилища. Известно, однако, что в любом случае основой каркаса переносных хижин исторической эпохи — чумов, яранг, юрт, вигвамов — служили и служат всегда древесные жерди и рейки из легкого, гибкого материала — ели, сосны, лиственницы, ивы. Поэтому реконструкции жилищ Мезина, Межерича в виде яранг, устроенных только из черепов и бивней мамонтов (на основе железных поддерживающих каркасов) в Зоологическом музее Академии наук УССР (Киев), — это «предложенные» публике экспонаты.

Ссылки на нехватку древесного материала при устройстве таких жилищ и замену жердей торчащими бивнями или рогами оленей несостоятельны. При лесостепном ландшафте в долинах и на берегах рек Русской равнины в плейстоцене имелось множество готового к делу растительного хлама. Ни из бивней мамонтов, ни из рогов северных оленей невозможно соорудить достаточно прочного и вместительного каркаса для обтяжки его тяжелыми шкурами. Наоборот, шкуры бизонов и оленей, натянутые на деревянный каркас, прижимались костями для укрепления от ветра (рис. 11).

Иное предположение приписывает завалам мамонтовых костей обрядовый смысл, т. е. предлагается рассматривать их в качестве ритуальных куч. Древние жители Русской равнины могли отмечать на таких местах итоги своих сезонных охот, стаскивая в определенные пункты остовы убитых или павших мамонтов и других зверей. Тогда все трудовые затраты сразу же приобретают большую вероятность. Ради магических, тотемистических и иных первобытных религиозных представлений и обрядов черепа мамонтов могли приноситься или приволакиваться к святилищам

---

[1] В конце 1969 г. была издана в Киеве подробная и интересная книжка И. Г. Пидопличко «Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине», которая уже не могла быть использована здесь в должной мере.

не только за сотни метров, но и за десятки километров. Свидетельством этого служат обрядовые сооружения неолитической эпохи — долмены, кромлехи, каменные бабы и другие циклопические сооружения, монолиты которых, достигавшие многих тонн веса, перетаскивались вручную с некоторыми механическими приспособлениями на большие расстояния.

Итак, завалы из мамонтовых черепов могли быть прообразами средневековых и современных монгольских «обо», дигорских и осетинских «дзуаров» и т. п.

Вторая гипотеза основана на существовании активной охоты.

Действительно, при любом случае использования костей и черепов постоянная активная охота на мамонтов в эпоху позднего палеолита была очевидным фактом. Как же охотились на мамонтов и носорогов наши предки, не имевшие ни лопат для рытья больших ям, ни металлических наконечников копий для перерезки ахилловых сухожилий и легкого пробивания грудной или брюшной стенки? Попытки русских палеонтологов и художников (см., например, фриз Васнецова, изд. 1956 г.,[1] а также картины, имеющиеся в музеях и иллюстрации в специальных работах) изобразить вооружение первобытного человека и охоту на мамонта и других толстокожих зверей при помощи ловчих ям, неуклюжих дубинок и камней могут считаться теперь весьма несовершенными и устаревшими как со стороны художественной, так, и особенно, с фактической стороны.



Рис. 11. Нижние челюсти мамонтов, выложенные по окружности на стоянке Аносовка 2. Фот. Н. К. Верещагина. 1954 г.

Н. Л. Корниец (1962), исследовавшая кости на стоянке Мезин, не вдаваясь в детали и способы, справедливо утверждает, что первобытные охотники избивали более или менее одновременно небольшие обособленные группировки мамонтов.

По нашим представлениям, наиболее обычным способом охоты было нападение артелей копейщиков на одиночек или на небольшие группы мамонтов, например самок с молодыми, как это делают и в настоящее время негры Африки со слонами. Охотники пробивали мамонтам дротиками и копьями брюшную стенку. Зверей с пробитыми кишками преследовали иногда на многие километры. Добывались при этом единовременно лишь

[1] Фриз В. М. Васнецова (1885) расписан в Историческом музее в Москве.

единичные экземпляры (рис. 12). Труп разделывался на месте убоя. Переноска мяса и костей на стоянку занимала несколько дней.

Такой же способ практиковался и при охоте на волосатых носорогов. Добывание толстокожих с помощью замаскированных ям могло практиковаться преимущественно в поймах рек. Для того чтобы вырыть яму глубиной 2.5—3 м в рыхлом аллювии, вовсе не требовалось железной лопаты. Это было осуществимо и при помощи деревянных мотыг, ребер и грудных позвонков бизонов, рогов оленей. Подкопанная земля выносилась из ям в мешках из шкур, а маскировка осуществлялась с помощью ветвей кустарников.

Большие возможности хищнической добычи животных и копытных создавались в долинах рек Русской равнины при многоснежье, гололедицах и прочных настах, когда ослабленные бескормицей звери, не имевшие

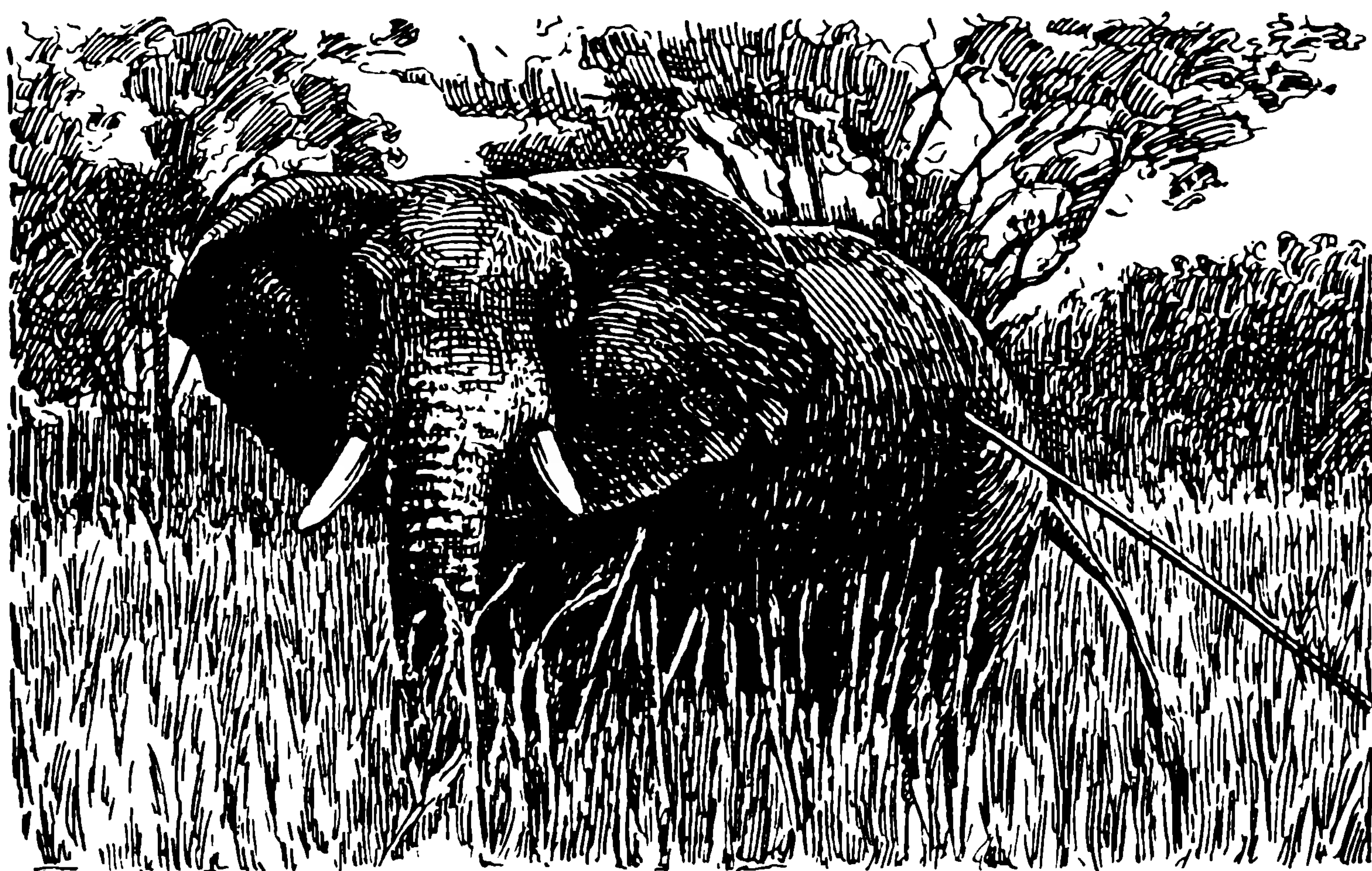


Рис. 12. Африканский слон, раненный копьем. По фот. Б. Гржимека.

возможности достать травяной корм на степных водоразделах, скапливались в кустарниках и лесах речных пойм. Копьями и дубинами охотники били здесь лошадей, оленей и бизонов, поранивших ноги об ледяную корку.

Наиболее здравые и обоснованные представления об эволюции охотничьего промысла и вооружения в палеолите были высказаны археологом С. Н. Замятниным (1960), а недавно и С. А. Семеновым (1968).

Сведения о масштабах охот в палеолите и числе добывавшихся особей копытных, хоботных, хищных в различных районах СССР пока еще отрывочны и предположительны. Подсчет числа особей животных по костным фрагментам, собранным в раскопках пещер и открытых стоянок, не дает истинного представления о числе убитых зверей, так как добыча разделывалась, а частью и съедалась нередко на месте забоя. Объедки же на самой стоянке постоянно отбрасывались в сторону, растаскивались при уходе орды хищниками — медведями, волками, песцами и птицами, выветривались, растворялись и уносились водой. По нашим наблюдениям, на современных палаточных биваках рыбаков и охотников при наличии собак, кошек, сорок и ворон сохраняется на месте и втаптывается в почвенный слой не более 10% обглоданных костей. Поэтому количество добытых зверей, указанные в табл. 1, следует увеличить по крайней мере в десять раз. Многолетнее — в течение 5—10 лет — существование каждой стоянки было вполне вероятным.

Использование ресурсов крупных животных в палеолите было всегда хищническим, как, впрочем, и в нашу эпоху. Количество убиваемых зверей нередко далеко превышало истинную потребность в них в данный момент. Способы заготовки впрок еще не были достаточно освоены.

В Амвросиевке, например, где для добычи бизонов использовался узкий овраг, при удачных загонах разделывался только верхний ряд свалившихся зверей. Нижние ряды убившихся при падении зверей первобытный человек не умел, да и не хотел использовать (Пидопличко, 1953).

Сходная история происходила, очевидно, и с другими стадными животными — лошадьми, ослами, северными оленями и мамонтами.

Таблица 1

Число убитых зверей по сохранившимся остаткам на некоторых стоянках и местах убоя

Стоянки	Вид	Число особей, учтенных в раскопах
Бызовая на р. Печоре	Мамонт	32
Елисеевичи Брянской обл.	»	60
Мезин на р. Десне Черниговской обл.	»	116
Гонцы Полтавской обл.	»	25
Кирилловская у Киева	»	70
Добраничевка Киевской обл.	»	18
Межирич Черкасской обл.	»	95
Аносовка 2 на р. Дон Воронежской обл.	»	32
Костенки XIV на р. Дон Воронежской обл.	Заяц-беляк	500
	Лошадь	120
Амвросиевка Донецкой обл.	Бизон	1000
Староселье Крымской обл.	Осел	435 *

* Предположительно на всей площади стоянки не менее 1200 ослов.

Такое хищническое истребление зверя, очевидно, уже тогда подрывало возможность существования популяций некоторых видов. В связи с этим уместно произвести некоторые расчеты.

Численность всего населения Крыма и южной половины Русской равнины в позднем палеолите (при 6 десятках известных теперь стоянок) вряд ли превышала 14—15 тыс. человек. Если исходить из эскимосских норм — 2 кг мяса в день на человека (см.: Моуэт, 1963), то для их умеренного прокормления требовалось в день не менее 30 000 кг мяса, а в год 10 500 тонн! В перерасчете на живого зверя это составляет примерно 120 000 северных оленей, или 80 000 лошадей, или 30 000 бизонов, или 10 000 полувзрослых мамонтов. Абсолютное количество не столь уж большое, если учесть, что на равнинах Восточной Европы в плейстоцене выпасались стада разных копытных в сотни тысяч голов. Однако воздействие первобытных орд на животный мир степных и перигляциальных пространств сказывалось не только в смысле прямого истребления крупных зверей для хозяйственных нужд. Поселяясь на привычных местах водопоев, на путях кочевок крупного зверя, первобытные орды нередко нарушали стереотип поведения его крупных популяций. При засухах, гололедицах и многоснежье такое отпугивание зверей от привычных путей миграций, кормовых ресурсов и водопоев вело к их массовой, а порой катастрофической гибели.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДОБЫТЫХ ЖИВОТНЫХ

После умерщвления крупного зверя ответственными операциями было снятие шкуры, вытаскивание лакомых потрохов, особенно печени, и срезка мяса со скелета. Для этого были пригодны крупные плоские сколы кремня, кварцитов или обсидиана с тонким и прямым или выпуклым лезвием. Менее пригодны были узкие ножевидные пластинки, листовидные острия, резцы, притупленные ретушью остроконечники и ножи с их извилистым лезвием, столь тщательно описываемые археологами. Доказательством того, что для съемки шкур и срезки мяса употреблялись преимущественно именно крупные сколы с нуклеусов и ножевидные пластины, а не «законченные орудия», служат, кроме актуального опыта, еще и следы порезов на костях в участках крепления сухожилий. Эти порезы «чистые» и прямые, без боковых параллельных черточек, которые неизбежно получаются при резке ретушированным лезвием. Использованные и притупившиеся лезвия часто отбрасывались на месте.

Достоверных фактов о заготовках мяса впрок путем сушки на солнце или копчения его на кострах не имеется, но в морозный период его запасы могли сохраняться в пещерах, ямах по нескольку месяцев, а в области вековой мерзлоты — и сотнями лет. На обжитых пещерных стоянках почти все кости тщательно раскалывались и обсасывались стариками и детьми для добычи мозга. Пробивались даже стенки фаланг (рис. 13).

При круглогодичном обилии зверя и возможности его регулярного добывания были, конечно, и исключения. Так, например, на стоянках Староселье в Крыму и Старые Друиторы в Молдавии обнаружено большое количество совершенно целых метаподий, а на большинстве других стоянок Крыма — только их жалкие осколки.

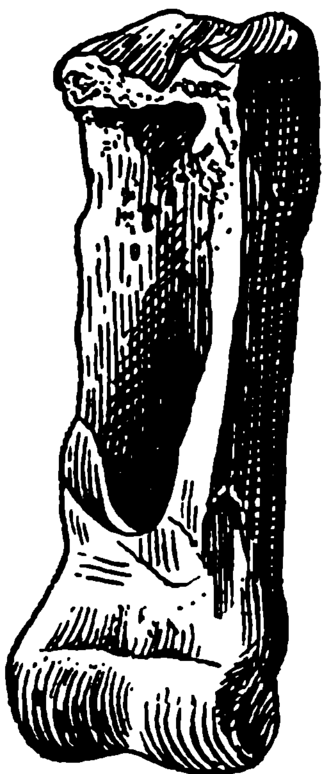


Рис. 13. Фаланга благородного оленя, расколотая для извлечения мозга. Пещера Фатьма-Коба, Крым. Рис. Н. К. Верещагина.

Использование трупов добытых зверей в палеолите и неолите было чрезвычайно разнообразным. Шкуры крупных зверей, особенно бизонов, овцебыков, употреблялись на выстилку жилищ и на крыши хижин. Ремни для петель-силков вырезались, вероятно, из шкур лошадей, оленей; сухожилия, особенно шейные и спинные, шли на шитье одежды и одеял, устраиваемых из оленьих, заячьих и песцовых шкур. Кости мамонтов, особенно их черепа, использовались для обкладки и укрепления полуземлянок (Рогачев, 1955), а также для устройства погребальных камер (Борисковский, 1963). Кости мамонтов были и хорошим топливом, о чем свидетельствуют угли в стоянках Чокурча, Костенки. Мамонтовые бивни служили для изготовления ножей, шильев, иголок, а коренные зубы были ударными орудиями для разбивания костей. Проколки и шилья изготовлялись также из грифельных костей лошади, бедренных, берцовых и локтевых костей песца. Тонкие иголки вырезались из лучевых костей песца и из бивней мамонтов. Много таких изделий осталось на стоянке Елисеевичи в Брянской области (Поликарпович, 1968).

Из бивней мамонтов и из трубчатых костей бизонов, а также из плотной кости стенок рога северного оленя изготовлялись наконечники копий и дротиков (рис. 9). Для украшений — ожерелий, браслетов, подвесок — на кожаных плащах использовались просверленные клыки песцов, резцы волка, бобра, сайги, пластинки бивней мамонта, а также раковины морских моллюсков: *Buccinum superabile* и др., *Cerithium vulgatum*,

Nassa reticulata, найденных на стоянке Мезин на Десне (Шовкопляс, 1965).

Кости и черепа некоторых зверей использовались и для первобытных религиозных обрядов — служили фетишами, талисманами. В Костенках IV обнаружены, например, черепа пещерных львов, вероятно, лежавшие или висевшие на крышах и внутри некоторых хижин (Рогачев, 1955).

ПРОМЫСЛОВЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ИСКУССТВО ПЕРВОБЫТНОГО ЧЕЛОВЕКА

Если учесть, что без комплекса крупных зверей мамонтовой фауны была бы практически исключена возможность существования людей эпохи каменного века в средних и северных широтах Палеарктики, то естественно,



Рис. 14. Мамонт. Палеолитический рисунок охрой на стене Каповой пещеры (по Бадеру, 1962).

что первоначальным сюжетом первобытного изобразительного искусства в пределах СССР были животные. Их изображения известны в скульптуре и в плоском рисунке для позднего палеолита Русской равнины, Урала, Сибири.

Зарегистрировано всего до 13 видов реалистически изображенных целых животных или их голов. Наиболее часты портреты и скульптуры медведей, затем пещерного льва, бизона, овцебыка, верблюда, мамонта, лошади. Найдены также статуэтки «женщин», похожие на птиц (стоянка Мезин), летящих лебедей, гуся (стоянки Мальта, Буреть) (Абрамова, 1962; Шовкопляс, 1965). Для скульптуры использовались кость, мергель, известняк, глина и, вероятно, дерево, но деревянные изделия не сохрани-

лись. Наиболее эффектны по выразительности скульптурные изображения пещерного льва, пещерного медведя. Плоские изображения животных наносились на пластинки камня, бивни мамонта, стены пещер (Капова пещера на Южном Урале; рис. 14).

Особо интересны выполненные охрой изображения мамонта и носорога на стенах Каповой пещеры (Бадер, 1963). Нередко рисунки на скальных стенах и скульптурные изображения животных имели обрядовый смысл. Для неолитической эпохи это доказано достоверно (Бадер, 1941).

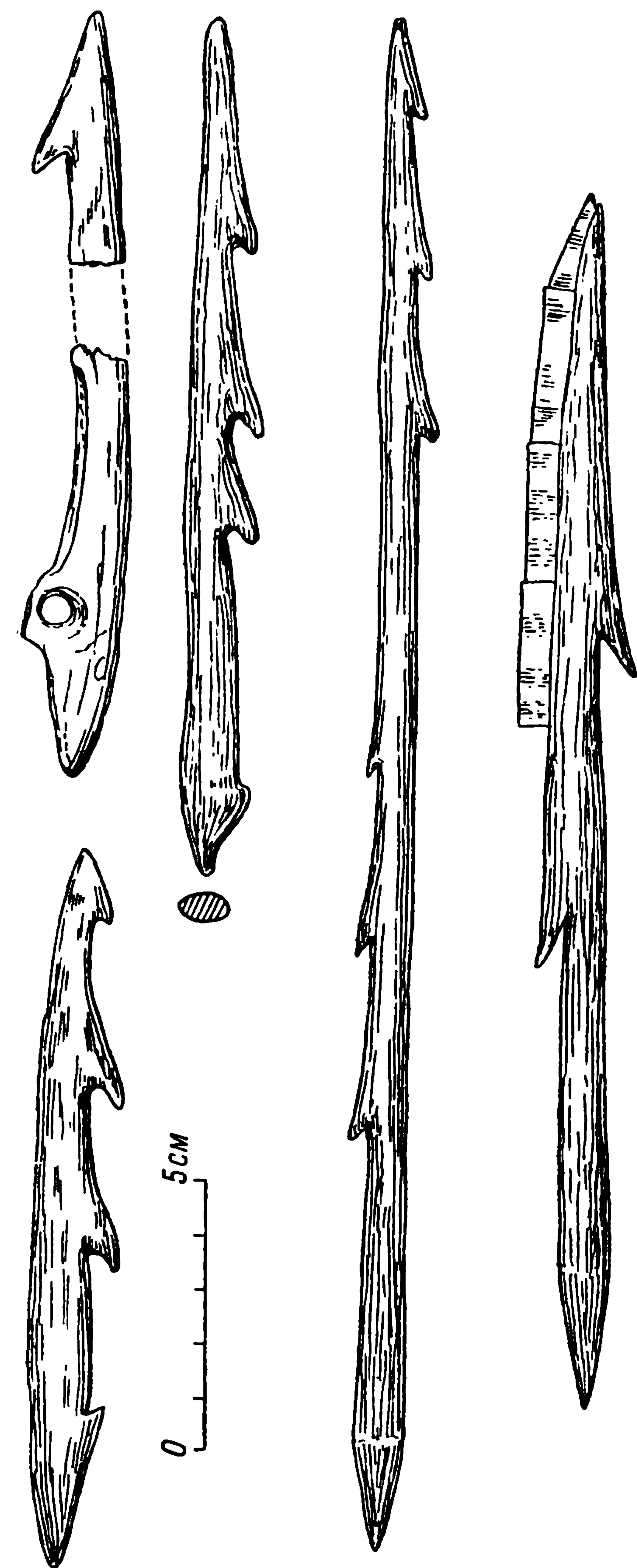


Рис. 15. Наконечники гарпунов из могильника Оленьего Острова (по Н. Н. Гуриной, 1956).

ОХОТЫ В НЕОЛИТЕ. ТИПЫ НЕОЛИТИЧЕСКОГО ОРУЖИЯ

Переход древних племен от палеолита к мезолиту, а затем к неолиту и металлическим культурам был связан на территории СССР с дальнейшим совершенствованием охотничьего индивидуального и коллективного вооружения. Особенно это касается копья и дротика, для дальнего броска которого была изобретена копьеметалка. Уже в мезолите, а, быть может, даже в самом конце палеолита был изобретен лук и начали выделываться кремневые и обсидиановые наконечники стрел.

Давление человеческих племен на животный мир продолжало возрастать, несмотря на появление домашних животных — собаки, лошади, свиньи, козы, овцы, коровы. Изобретение лука, лодок, сетей, лыж, совершенствование силков, капканов, западней, крючков, гарпунов, применение для розыска, удержания и загона дичи, собак и лошадей создавали новые возможности для освоения пушного зверя, стад диких копытных и особенно нетронутых еще ресурсов рыбы, морского зверя — тюленей и китов.

Общей тенденцией в технике обработки камня к неолиту было резкое уменьшение величины кремневых орудий — скребков, остроконечников и резцов. К сожалению, археологи до сих пор не объяснили факт и смысл замены крупных кремневых орудий палеолита мелкими — микролитами в эпоху мезолита. Среди обильных микролитических орудий, находимых, например, в степях по северному окаймлению Каспия, для охотничьих и боевых целей могли быть пригодны лишь мелкие наконечники стрел.

Возможно, что кремневые наконечники копий и дротиков заменялись в эту эпоху целиком костяными и роговыми с применением кремневых вкладышей для усиления режущего эффекта. Для шлифованных топоров-томагавков широко использовались уже вместо кремня сланцы, диабазы и особенно нефриты, легче поддававшиеся обработке. Превосходные образцы нефритового оружия найдены в неолитических могильниках



Рис. 16. Кремневые (*1—3*, *6—8*) и обсидиановые (*4*, *5*, *9*, *10*) наконечники стрел из дюнных песков о. Итуруп (ориг.).

Прибайкалья, а в свайных поселениях и могильниках Восточной Прибалтики и Онежского озера — серии длинных наконечников гарпунов для боя рыбы. Последние вырезались из плюсневых костей лося (рис. 15).

Микролитические каменные орудия нередко поразительного ювелирного изготовления получили в эпоху мезолита и неолита широчайшее распространение в пределах всей Северной Азии. Начиная с мезолита они продержались очень долго, вплоть до эпохи бронзы и раннего железа.

Особенно разнообразны и разнокалиберны, например, наконечники стрел, изготовленные из обсидиана и окремнелых сланцев у праайновских племен на островах Курильской гряды. Мельчайшие из них употреблялись, вероятно, для стрельбы птиц, а более крупные — для боя морских выдр и котиков (рис. 16).

Исключением являются так называемые гигантолиты, изготовленные из больших желваков мелового кремня. Они обнаружены в стоянке у Новгород-Северского на р. Десне. Эти крупные рубящие орудия, описанные Пидопличко (1941), достигали размера 12×45 см и веса 4—8 кг. Возможно, что они использовались не только для рубки деревьев, но и для добивания крупных зверей. При привязке на длинное топорище их рубящий эффект мог быть очень велик.



Рис. 17. Неолитические рисунки на береговых гранитах Белого моря. Охота на лосей и белух (по Савватееву, 1966).

На скалах таежной, степной и пустынной зон теперь обнаружено множество рисунков художников неолитической и посленеолитической эпохи. Именно петроглифы позволили с большой достоверностью судить о характере и способах охоты. Опубликованы неолитические рисунки, изображавшие животных и охоту на них на скалах Онежского озера и Белого моря (Равдоникас, 1936, 1938; Kühn, 1956; Савватеев, 1966), на Украине (Бадер, 1941), в Закавказье (Верещагин и Бурчак-Абрамович, 1948) и Предкавказье (Марковин, 1958), в Средней Азии (Мариковский, 1953; Грач, 1957; Соколов, 1964), в Восточной Сибири (Рыгдылон, 1955; Хороших, 1955). Петроглифы Карелии, датируемые IV—III тысячелетиями до н. э., представляют для охотоведа особый интерес. Здесь, на берегах Онеги и Белого моря, быть может впервые, были изобретены и применены лодки и поворотные наконечники гарпунов для боя белух и тюленей, лыжи и луки для боя лосей и оленей, кляпцы для ловли пушного зверя (рис. 17).

Видовой состав остатков промысловых животных в слоях неолитических и позднейших стоянок в пределах СССР соответствует современной

зоогеографии (табл. 2). Экзотических находок в них практически уже нет, но более обширные ареалы и высокая численность ряда видов прослеживаются отчетливо по всем зонам.

В отряде хищных пещерный медведь оказался повсеместно заменен бурым. Из непарнокопытных в степной зоне продолжали добывать лошадей, но мелкий осел был заменен крупным куланом. Среди парнокопытных местами еще добывались лесные бизоны — зубры, а в Прибалтике и туры. В степях же били сайгаков, косуль, оленей. Наиболее важное значение в промысле племен таежной зоны стал иметь лось (Верещагин, 1967), а местами и северный олень. Среди пушных зверей, дававших и хорошую мясную тушку, наибольшее значение приобретали заяц-беляк и речной бобр.

Охотничьи приемы в неолите были разнообразны и массовы в степях, но в таежной зоне, очевидно, преобладал индивидуальный промысел или промысел небольшими артелями. Для охот использовались по преимуществу природные пути кочевок, так как изготовление многокилометровых направляющих изгородей — за́сек — требовало металлического топора. В качестве примера смен видового состава добычи с палеолита к веку металлов можно привести материалы определений костей из пещер Северного Урала (Кузьмина, наст. сборник).

Племена, селившиеся по побережьям крупных рек, озер, морей, стали впервые добывать в неолите рыбу, тюленей и китов.

ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТАВЕ ДОБЫЧИ И В ТЕРИОФАУНЕ НА ГРАНИЦЕ ПАЛЕОЛИТА И НЕОЛИТА

Состав добывавшихся животных на рубеже палеолита и неолита значительно изменился почти во всей Северной Азии. Это можно отчетливо проследить по табл. 2.

Основные черты таких изменений сводятся к следующему. Повсеместно в пределах средних широт СССР исчезла (вымерла!) большая группа зверей позднеплейстоценового мамонтового комплекса:

Ursus spelaeus
Crocuta spelaea
Panthera spelaea
Mammuthus primigenius
Lepus tanaiticus
Dicerorhinus tichorhinus
Equus hidruntinus
Megaceros euryceros
Capra prisca
Ovibos moschatus
Spirocerus kjachtensis

Ни в одной из мезолитических и неолитических стоянок СССР их остатков до сих пор не обнаружено. Тем не менее многие плейстоценовые звери, выдерживая возрастающее воздействие человека, перешли в голоцен, несколько изменяясь экологически и морфологически.

Таковы, например, полиморфные хищники убиквисты и некоторые копытные:

Canis lupus
Vulpes vulpes
Ursus arctos
Equus caballus
Capreolus pygargus
Rangifer tarandus
Cervus elaphus
Bos primigenius
Bison priscus

Другие охотничье-промысловые звери пережили плейстоцен, но их ареал сильно изменялся в голоцене, причем эти изменения были совершенно различны по своей направленности и природе. Картина изменений ареалов весьма сложна, так как одни из них шли пассивно, под влиянием смены ландшафтов, другие — в результате активных физиологических и морфологических адаптаций видов (Верещагин, 1963).

Таблица

Звери, добывавшиеся человеком в палеолите, неолите и веке бронзы в пределах СССР

Вид	Русская равнина и моря	Крым	Кавказ	Урал и Западная Сибирь	Казахстан и Алтай	Средняя Азия	Восточная Сибирь	Уссурийский край
Primates								
Macaca sp.	—	—	П	—	—	—	—	—
Carnivora								
Canis lupus Linnaeus	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН
Canis sp.	Н	Н	Н	—	—	—	—	—
Cuon sp.	—	—	П	—	—	—	Н	Н
Vulpes vulpes L.	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН
Vulpes corsac L.	ПН	ПН	П	—	Н	—	Н	—
Vulpes lagopus L.	ПН	П	—	ПН	—	—	П	—
Nyctereutes procyonoides Gray	—	—	—	—	—	—	—	Н
Ursus arctos L.	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	—	ПН
Ursus spelaeus Rosenmüller	ПН	П	ПН	П	—	—	—	—
Selenarctos tibetanus G. Cuvier	—	—	—	—	—	—	—	Н
Crocuta spelaea Goldfuss	П	П	П	П	П	П	П	П
Panthera spelaea Goldfuss	П	П	П	П	—	П	П	П
Panthera leo L.	Н	—	Н?	—	—	—	—	—
Uncia uncia Schreber	—	—	—	—	—	П	—	—
Panthera pardus L.	Н	Н	НП	—	—	ПН	—	ПН
Panthera tigris L.	—	—	Н?	—	—	Н?	Н?	Н
Felis silvestris Schreber	Н	ПН	ПН	—	—	—	—	—
Felis lybica Forster	ПН	П	—	—	—	ПН	—	—
Felis lynx L.	ПН	П	ПН	Н	—	—	Н	—
Meles meles L.	ПН	ПН	ПН	Н	—	—	—	ПН
Gulo gulo L.	ПН	П	П	ПН	—	—	П	П
Martes martes L.	Н	—	П	Н	—	—	—	—
Martes foina Erxleben	—	ПН	ПН	—	—	П	—	—
Martes zibellina L.	—	—	—	ПН	—	—	ПН	Н
Mustela eversmanni Less.	ПН	ПН	П	П	—	—	—	—
Mustela putorius L.	П	—	—	—	—	—	—	—
Lutra lutra L.	П	—	ПН	ПН	—	—	—	—
Pinnipedia								
Phoca groenlandica Erxleben	Н	—	—	—	—	—	—	—
Phoca vitulina L.	Н	—	—	—	—	—	—	—
Phoca caspica Gmelin	—	—	Н	—	—	Н	—	—
Cetacea								
Tursiops truncatus Montague	Н	—	—	—	—	—	—	—
Delphinus delphis L.	Н	—	Н	—	—	—	—	—
Proboscidea								
Mammuthus primigenius Blümenbach	П	П	П	П	П	—	П	П
Lagomorpha								
Lepus europaeus Pallas	П	ПН	ПН	—	—	—	—	—
Lepus timidus L.	Н	—	—	Н	—	—	ПН	—
Lepus tanaiticus Gureev	П	П	—	П	—	—	—	—
Lepus tolai Pallas	—	—	—	—	—	ПН	—	—
Lepus sp.	—	—	—	—	—	—	П	Н
Ochotona pusilla Pallas	ПН	ПН	—	ПН	—	—	—	—
Rodentia								
Hystrix leucura Sykes	—	—	ПН	—	—	ПН	—	—
Castor fiber L.	ПН	ПН	ПН	ПН	—	—	—	—

Вид	Русская равнина и моря	Крым	Кавказ	Урал и Западная Сибирь	Казахстан и Алтай	Средняя Азия	Восточная Сибирь	Уссурийский край
Marmota bobac Müller	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН	—	—	—
Marmota sp.	—	—	—	—	—	—	ПН	—
Citellus rufescens Keyserling et Blasius . . .	П	П	—	—	—	—	—	—
Citellus pygmaeus Pallas	П	П	Н	—	—	—	—	—
Perissodactyla								
Dicerorhinus tichorhinus Fischer	П	П	П	П	П	—	П	—
Rhinoceros sp.	—	—	П	—	—	—	—	П
Equus caballus L. (fossilis)	ПН	П	П	П	ПН	ПН	П	П
Equus hidruntinus Regalia	П	П	П	—	—	П	—	—
Equus hemionus Pallas	Н	Н	Н	—	ПН	Н	ПН	—
Artiodactyla								
Sus scrofa L.	ПН	ПН	ПН	—	—	П	—	ПН
Camelus knoblochi Poljakov	—	—	—	Н	П	П	—	—
Moschus moschiferus L. .	—	—	—	—	—	—	Н	ПН
Megaceros euryceros Aldrovandi	П	П	П	—	—	—	—	—
Cervus elaphus L. (s. lato)	ПН	ПН	ПН	П	П	ПН	ПН	ПН
Rangifer tarandus L. .	П	П	—	ПН	—	—	ПН	—
Cervus nippon Temminck	—	—	—	—	—	—	—	ПН
Capreolus capreolus L.	ПН	ПН	ПН	—	—	—	—	ПН
Capreolus pygargus Pallas	ПН	—	—	ПН	ПН	ПН	ПН	ПН
Alces alces L. .	ПН	—	ПН	ПН	—	—	ПН	ПН
Saiga tatarica L. .	П	П	П	П	ПН	—	П	—
Rupicapra rupicapra Gray	—	—	ПН	—	—	—	—	—
Capra caucasica Güldenscht.	—	—	ПН	—	—	—	—	—
Capra sibirica Pallas	—	—	—	—	—	ПН	ПН	—
Capra sp. . .	П	П	П	—	—	—	—	—
Ovis orientalis Gmelin	П	П	ПН	—	—	П	—	—
Ovis ammon L.	—	—	П	—	ПН	—	П	—
Ovis gmelini Blyth.	—	—	ПН	—	—	—	—	—
Ovis sp. . . .	П	П	ПН	—	—	—	—	—
Ovibos moschatus Zimmerman . .	П	—	—	П	—	—	Н	—
Bison priscus Bojanus (s. lato)	ПН	П	ПН	П	П	П	ПН	П
Bos primigenius Bojanus	ПН	—	ПН	—	—	ПН	—	—
Spirocerus kjachtensis Pavlova	—	—	—	—	П	—	П	
Poephagus baikalensis Vereschagin	—	—	—	—	П	—	П	—

Примечание. П — палеолит, Н — неолит и начало века металлов. Для неолита и позднейших культур использованы, кроме личных неопубликованных материалов, данные Цалкина (1956, 1960, 1962) и Бибиковой (1953).

Вымирали на юге, но быстро приживались и расселялись на севере — в зоне тайги и отчасти тундры виды, формировавшие современный териокомплекс Арктики и Субарктики:

Vulpes lagopus *Castor fiber*
Gulo gulo *Rangifer tarandus*

Расселялись к северу от зоны южных гор и лесостепей заяц-русак — *Lepus europaeus*, рысь — *Felix lynx* и кабан — *Sus scrofa*. Рысь освоила затем всю таежную зону, возможно, вслед за развитием численности зайца-беляка.

Широко распространенные в плейстоцене обитатели степей и лесостепей — лошадь, бизон, отчасти первобытный тур и благородный олень —

резко сокращали свои ареалы и, кроме того, некоторые распались на степные и лесные формы:

Equus caballus — E. przevalskii, E. gmelini
Bison priscus — B. bonasus
Bos primigenius — Bos minutus
Cervus elaphus — C. maral, C. canadensis

Сократили ареал также степные и полупустынные виды хищных и копытных, отступая в степи, пустыни, плоскогорья и горы Средней и Центральной Азии:

Vulpes corsac
Camelus knoblochi — C. bactrianus
Saiga borealis, S. tataricus
Poephagus baikalensis — P. gruniens
Ovis gmelini, O. cicloceros
Ovis ammon

В южные пределы СССР — на Кавказе, в Средней Азии и в Уссурийском крае — в голоцене вселялись виды южных и южноазиатских ареалов, не выносящие глубоких снегов:

Canis aureus
Nyctereutes procyonoides
Hyaena hyaena
Panthera leo
Panthera tigris
Equus hemionus
Cervus nippon
Gazella subgutturosa

Изменилось не только распространение, но и численность популяций крупных зверей. Популяции лесных видов, особенно лося, возросли в голоцене настолько, что эта группа зверей:

Ursus arctos
Castor fiber
Felis lynx
Lepus timidus
Sus scrofa
Capreolus capreolus,
C. pygargus
Alces alces

наряду с утиными (*Anseriformes*) и тетеревиными (*Tetraonidae*) — глухарем (*Tetrao urogallus* L.) и тетеревом (*Tetrao tetrix* L.), с рыбами (*Pisces*) и морским зверем (*Pinnipedia*, *Cetacea*) — стала обеспечивать пропитание неолитических и позднейших племен на огромных пространствах северной Азии.

ПРИЧИНЫ ГИБЕЛИ И ВЫМИРАНИЯ ЗВЕРЕЙ МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ

Обсуждая результаты обзора такой смены териофауны и реальной охотничьей добычи палеолитических и неолитических племен, можно невольно прийти к выводу, что причины и характер вымирания основной плейстоценовой группировки мамонтовой фауны (см. выше) были значительно сложнее, нежели принято думать. Главное же — эти причины были неодинаковы на различных территориях, и одним антропогенным воздействием их трудно объяснить.

В настоящее время предложено уже немало гипотез и теорий вымирания видов. Некоторые из них подкреплены современными наблюдениями и даже экспериментально. Наибольшего внимания заслуживает теория, сравнивающая физиологическое старение и необратимость изменения обмена веществ у отдельных особей с угасанием целых видов. В этой связи уместно привести вновь высказывания Лукреция:

«Мало-помалу затем возмужалую крепость и силы
Ломят года, и вся жизнь постепенно приходит в упадок. .
. . . И справедливо должны погибать, таким образом, вещи,
Коль разложились они и от внешних ударов зачахли,
Так как в преклонных годах уже им не хватает питанья,
Да и снаружи тела, продолжая толчки беспрестанно,
Вещи изводят в конец и ударами их добивают».

(О природе вещей, кн. 2, стр. 139).

Новейшие исследования плейстоценовых вымираний (см. сб.: Martin a. Wright, 1967) уточнили, что основная волна вымираний плейстоценовых зверей произошла на рубеже плейстоцена и голоцена — около 12—10 тысячелетий до наших дней. В статьях сборника придается большое значение и климатическим, и ландшафтным сменам, изоляциям популяций и вреду инбридинга, а особо прямому и косвенному влиянию расселявшегося человека. Однако по существу проблемы высказывания авторов сборника прибавили мало нового к словам цитированной поэмы древностью в две тысячи лет!

Известно, что роковой десятитысячелетний рубеж вымирания мамонтовой фауны не был универсальным. Разные виды вымирали по-разному. В пределах обширных плейстоценовых ареалов существовали рефугии, в которых более или менее крупные популяции видов продолжали существовать и в голоцене. Новые находки черепов овцебыков на Таймырском полуострове позволили утверждать (Верещагин, 1953), что этот зверь дожил там до средневековья. Радиокарбоновый анализ в лаб. Ин-та географии ЛГУ дал для упомянутых образцов цифру в 3800 $\pm$200 лет, а по данным фирмы Isotopes Inc. Canada — 2900 $\pm$95 лет. Эти даты сильно приближают эпоху обитания последних овцебыков в Евразии к современности.

Малоснежные районы Арктики, Таймыр и север Якутии, вероятно, были именно такими рефугиями для овцебыков, измельчавших бизонов и лошадей. Имеются даже проблематичные находки остатков лошадей в слоях землянок XIV—XV вв. н. э. у Баранова мыса, которые подсказывают, что и современная якутская лошадь, возможно, прямой потомок местных диких лошадей.

Другие участки переживания плейстоценовых копытных располагались в зоне лесостепи. Об обитании первобытных туров и бизонов в Западной Сибири, в Прибайкалье и Забайкалье на протяжении голоцена и даже в историческую эпоху имеются палеонтологические доказательства и письменные источники (Верещагин, 1956).

Роль первобытного человека в процессе разрушения и смены плейстоценового комплекса крупных животных обычно лишь дополняла иные (природные) причины. Влияние человека на угасание мамонтов, лошадей, бизонов, туров и сайгаков на Русской равнине было несравненно бóльшим, нежели на огромных пространствах Сибири, а между тем четыре последних вида уцелели на протяжении исторической эпохи именно в русских лесах и степях. На севере Якутии это влияние в плейстоцене и вовсе пока не доказано.

Исследования абсолютной древности костных остатков и углей в стоянках верхнего палеолита Русской равнины современными физико-химическими методами показали, что наиболее поздние палеолитические стоянки, но еще содержащие кости мамонта, датируются в пределах 9—14 тысячелетий от наших дней (Чердынцев и др., 1966). Между тем наиболее поздние остатки мамонтов из арктической зоны (Таймырский полуостров) также датируются по радиокарбону в пределах 11.5 тысячелетий. Большинство же трупов и мягких тканей мамонтов, найденных в вековой мерзлоте на реках Санга-Юрях, Березовке, Моховой, в дельте Лены, Верхней Гыде датируется теперь в пределах от 29 до 44 тысячелетий (Гаррут, 1965).

Отсюда ясно, что мамонты более или менее интенсивно гибли и консервировались в Арктике без участия человека не только на рубеже плейстоцена и голоцена, но и на протяжении всего позднего плейстоцена (вюрма).

Скопления мамонтовых костей и целые трупы мамонтов, носорогов, бизонов, лошадей в толщах вековой мерзлоты на Индигирке, Колыме и Новосибирских островах обычно не несут следов деятельности первобытного человека. Крупные травоядные гибли и вымирали здесь, очевидно, от каких-то климатических и ландшафтных изменений. Преимущественное значение могли иметь перемены в режиме зимних осадков и увеличение глубины снегов. Однако в историческом аспекте эта проблема климатических изменений и снегового режима почти совершенно не изучена (см. Рихтер, 1945).



Рис. 18. Кости мамонтов, лошадей, бизонов, вымытые речкой Берелёх из вековой мерзлоты. Фот. Б. С. Русанова.

Огромное значение снегового покрова в жизни млекопитающих и птиц между тем доказано подробными исследованиями отечественных зоологов (Формозов, 1946; Насимович, 1955). Не сами низкие температуры, а холода, сопровождающиеся снегопадами и гололедицией, вызывают массовые голодовки и гибель («джут») диких и домашних копытных в наши дни в степях Казахстана и пустынях Средней Азии. Это убедительно исследовал и описал А. А. Слудский (1963). Решающее значение в жизни мелких и крупных млекопитающих, как показал А. Н. Формозов (1962), имеет часто даже не толщина (глубина) снегового покрова, а его характер, в частности наличие или отсутствие ледяных и уплотненных корок. Эти ледяные и плотные прослойки образуются в условиях переменчивой зимней погоды со снегопадами, морозами, ветрами, оттепелями. Они «режут» ноги лосям, косулям и изюбрам, лишают воздуха мышевидных грызунов в их подснежных норах и делают недоступным травяной корм и лишайники для лошадей, овцебыков и северных оленей. Таким образом, погодные изменения, в частности появление зимних циклонов, оттепелей и ветров,

могли иметь роковое значение для судеб многих плейстоценовых зверей даже без заметного увеличения зимних осадков.

Описания условий залегания костей, скелетов и целых трупов мамонтов, носорогов, бизонов, лошадей в бассейнах Индигирки, Вилюя, Яны и Колымы и наши наблюдения на Берелёхском мамонтовом кладбище указывают, что гибель упомянутых зверей была, как правило, сезонной, вероятно зимней и весенней, и большей частью массовой (катастрофической).

Весной трупы погибших травоядных сносились полой водой вместе с древесным хламом в понижения рельефа. Перекрываясь в летние сезоны иловатыми осадками, эти трупы формировали позднее «мамонтовый горизонт» — мощную прослойку костей, черепов, бивней, торфа и стволов деревьев, закованную в вековую мерзлоту.

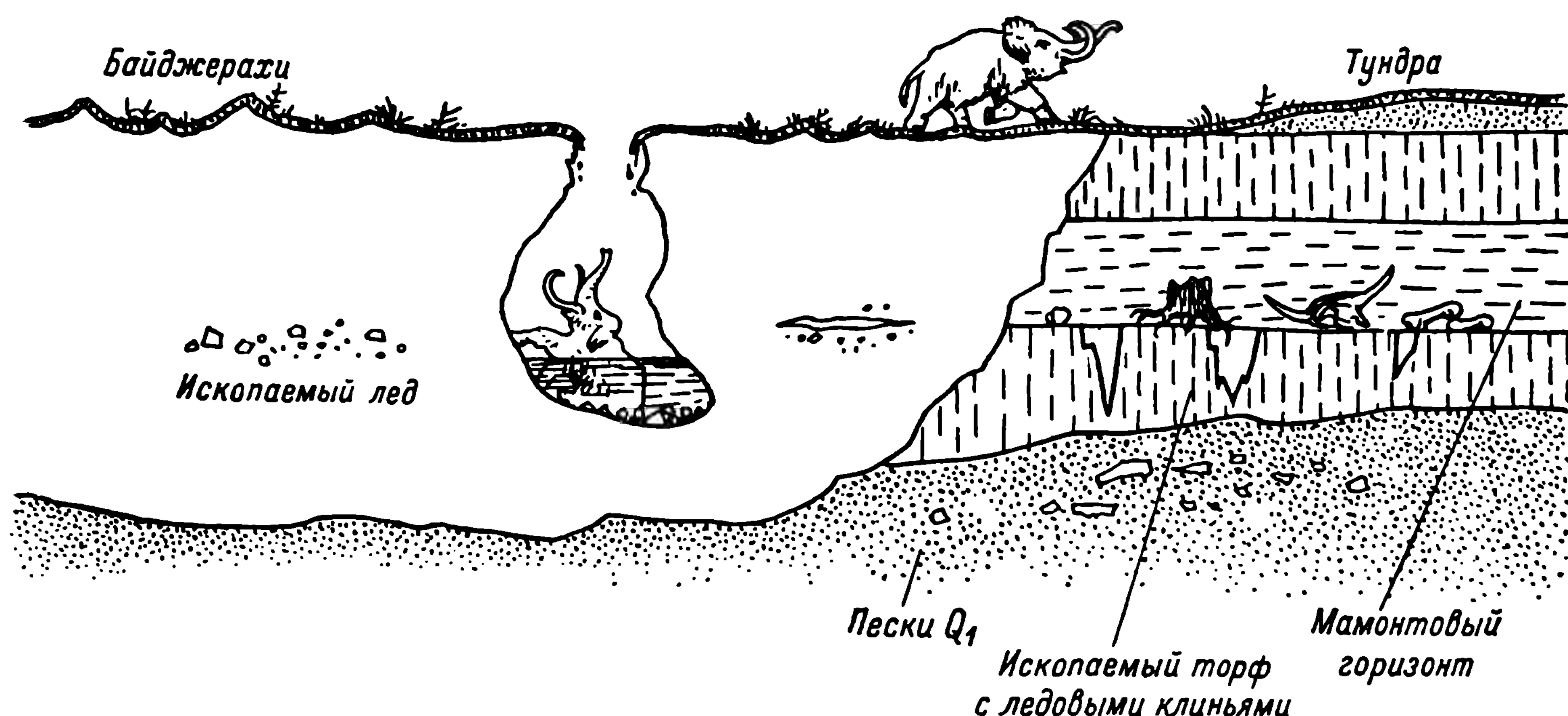


Рис. 19. Гибель и консервация мамонта во вторичной промоине ископаемого льда (по Гусеву, 1956, с изменениями).

Такой «горизонт» вскрывается иногда современными речками на протяжении многих километров и характеризуется в оттаявшем состоянии сильным трупным запахом. Детальное исследование природы таких скоплений костей должно подтвердить или отвергнуть высказанные выше заключения о природе вымирания плейстоценовых зверей, и в частности мамонтов и бизонов, на северо-востоке Сибири (рис. 18).

По исследованиям Гусева (1956), давшего интересное с тафономической точки зрения описание четвертичных отложений северо-востока Сибири, случайная гибель и совершенная консервация целых трупов мамонтов и носорогов имела место лишь в «байджераховом» ландшафте и рельефе. Это местности с ископаемыми толщами материкового льда, глубоко промытого местами летними потоками. Русла таких внутриледовых потоков, прикрытые сверху коркой льда и тонким слоем почвы, могли являться коварными ловушками для тяжеловесных зверей (рис. 19). Тем не менее несомненно, что к «мамонтовому горизонту» эти единичные идеальные случаи гибели и консервации трупов имеют побочное отношение. Даже на обобщенном геологическом разрезе в цитированной статье А. И. Гусева видно, что ложи позднейших грязевых потоков, врезанных в грунтовый лед, залегают на одном уровне с расположенными по сторонам толщами «костеносных озерно-болотных отложений».

Другая причина массовой гибели копытных в плейстоценовых арктических степях и лесотундрах могла заключаться в природе вековой мерзлоты и в формировании материковых льдов. В межледниковые эпохи и в голоцене летнее протаивание таких льдов превращало тундростепь в край

бесконечных мелководных озер и заболоченностей. По этой концепции мамонты и копытные должны были гибнуть именно летом, когда обширные пространства превращались в малокормные и непроходимые топи.

Геологическая история арктических побережий, кроме того, показывает, что многие тысячи квадратных километров низменной суши, обитаемой мамонтами, были затоплены или размыты волнами Ледовитого океана.

Крупные активные и трупоядные хищники — пещерные львы и пещерные гиены — исчезали, очевидно, вслед за вымиранием травоядных, если даже не несколько раньше. Труднее объяснить вымирание травоядного пещерного медведя. Обзор гипотез для объяснений угасания этого вида в Западной Европе дан у Куртена (Kurtén, 1959). Наиболее обоснованной для западноевропейских условий нам представляется теория дегенерации изолированных популяций и антропогенных воздействий. Если учесть. что карстовые районы были наиболее привлекательны для первобытного человека с эпохи ашеля и мустье, что пещер, годных по микроклимату и размерам для обитания медведей и людей, было не так уж много, то огромная роль человека в вымирании этого вида станет вполне очевидной. Для Крыма и Кавказа это также закономерно.

В пещерах Среднего и Северного Урала, где первобытных охотников было меньше, чем в Европе и на Кавказе, я обнаружил следы какой-то спонтанной и ежегодной гибели различных видов (рас, популяций) пещерных медведей. В пещере Кизел было собрано, например, 1997 костей малого уральского медведя *Ursus* (*Spelaearctos*) *uralensis* N. Ver., принадлежащих минимум 46 особям. По возрасту они распределены следующим образом: подсосные — 19, прошлогодки — 3, взрослые и старые — 24. Как оказалось, полая вода хлестала здесь в глубину пещеры, перераспределяя кости под обвалами камней, сыпавшихся со стен и потолка. Создавалось отчетливое впечатление, что медведи гибли здесь в конце зимней спячки.

В группе медвежьих пещер в верховьях Печоры на Северном Урале было обнаружено и извлечено в 1963 г. более 600 трубчатых костей и черепов больших пещерных медведей *Ursus* (*Spelaearctos*) aff. *spelaeus* Blum., беспорядочно замытых в глине и гравии в узких ходах в 25—30 м от устья. Такое залегание костей было явно обусловлено действиями спонтанных потоков во время весенних солифлюкций или летних паводков. Разломанные скелеты были вынесены откуда-то сверху из разрушенных смежных каверн и проходов. Таким образом, на Северном Урале целые популяции пещерных медведей могли вымирать из-за изменений режима весенних паводков. При ранних и быстрых оттепелях вода хлестала в пещеры и топила сонных зверей. Для вымирания этого зверя велика была и истребительная, а также конкурентная роль первобытных охотников, специально разыскивавших теплые, обжитые пещеры.

Кроме снежного фактора и развития обширных весенних разливов (водополиц), лишало степных копытных зимнего и весеннего корма и развитие сплошных хвойных, а особенно темнохвойных лесов в послеледниковую эпоху. Вместо огромных степных и лесостепных пространств восточноевропейских и сибирских равнин, пригодных хотя бы частично в плейстоцене для жизни степных популяций лошадей, бизонов и сайгаков, в голоцене остались полосы заболоченной тундры на севере, степей и пустынь к югу от зоны тайги. Однако именно здесь — от Карпат до Северного Китая — дикие стадные копытные начали подвергаться все большему давлению военной конницы степных кочевых племен. На протяжении исторической эпохи это давление прогрессивно увеличивалось и во время великих походов гуннов и татаро-монголов, вероятно, достигало местами апогея. Об охотах конницы кочевников в средневековье имеются уже летописные сведения (Кириков, 1959).

Важно отметить, что после великих, но кратковременных переселенческих потоков номадов популяции крупных животных в степной и лесостепной зонах все же не исчезали вовсе и относительно быстро восстанавливались. В южной половине Восточной Европы обилие лесного и степ-

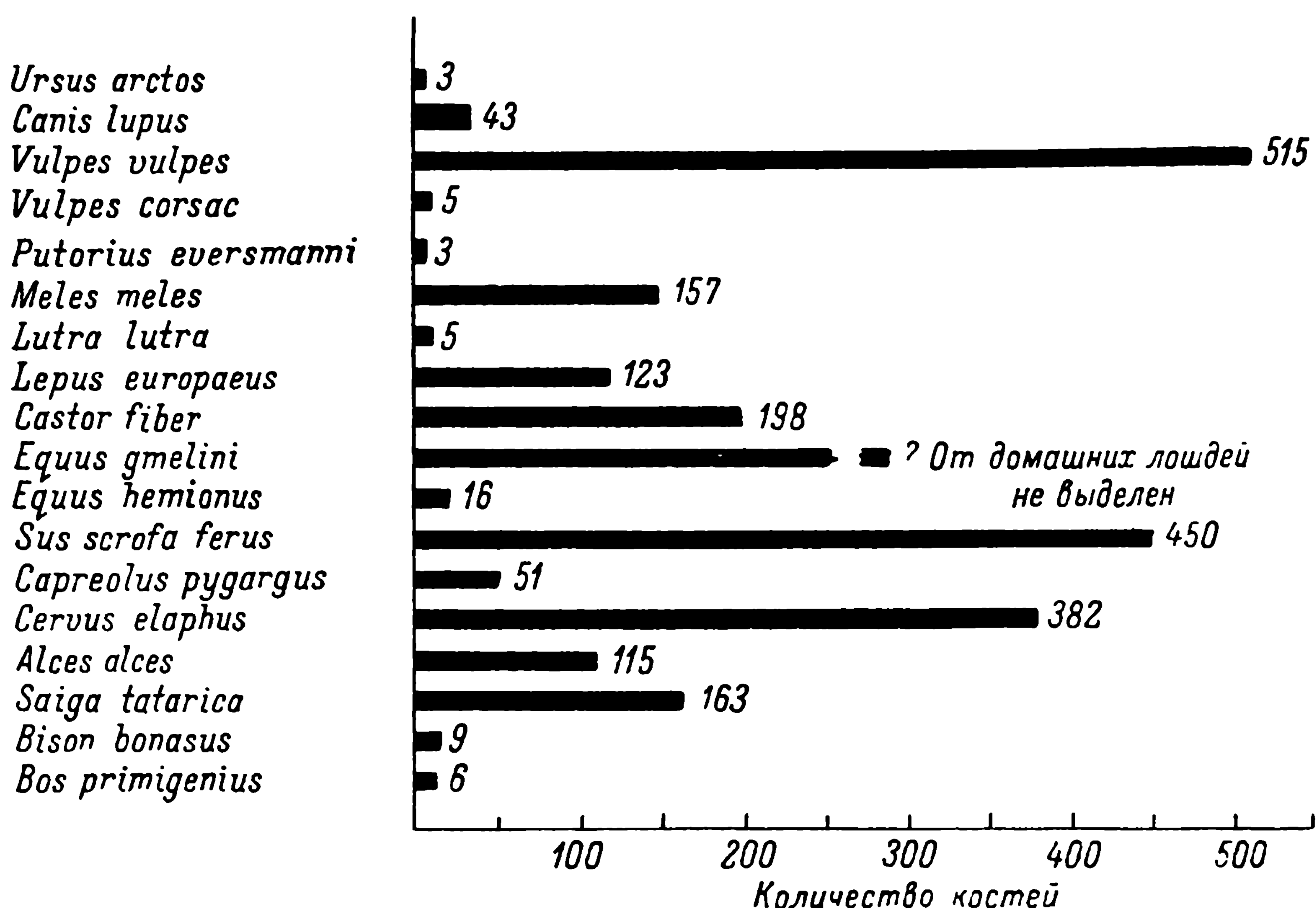


Рис. 20. Видовой состав и численность костей диких млекопитающих в средневековых слоях хазарской крепости Белая Вежа (Саркел) на Дону. Степная зона, VIII—XIII вв. н. э.

ного зверя сохранялось на протяжении всего средневековья. Об этом отчетливо свидетельствуют обильные костные остатки долинно-лесных и степных животных в слоях хазарской крепости Белая Вежа (Саркел) на низовом Дону (рис. 20).

Только необычайное увеличение населения, развитие скотоводства и распашка степей в XIX столетии обусловили разрушение голоценовой группировки крупных животных в наших степях.

ВЫВОДЫ

Археологические и палеонтологические исследования в пределах СССР дали биогеографам важные документальные материалы для разработки истории фауны млекопитающих и для понимания ее роли в становлении человечества. В плейстоцене почти вся территория СССР была населена мамонтовой фауной с индикаторными видами — мамонтом, пещерной гиеной, пещерным львом, лошадью, северным, гигантским и благородным оленями, бизоном, сайгаком и др. На Русской равнине, по долинам рек Сибири, в карстовых районах Крыма, Кавказа, Урала, Средней Азии, Алтая, Восточной Сибири и Дальнего Востока запасы охотничье-промысловых животных энергично и хищнически использовались палеолитическими и позднейшими племенами. О крупных масштабах загонных охот в палеолите свидетельствуют остатки многих сотен ослов в стоянках Крыма, остатки сотен бизонов в местах охот на Украине, хижины, чумы, вигвамы и яранги или жертвенные места, обложенные черепами и трубчатыми костями мамонтов.

Позднейшие стоянки верхнего палеолита на Русской равнине по радиокарбоновой методике датируются 9—10 тысячами лет.

На рубежах палеолита и неолита произошли сложные изменения в фаунистических комплексах и экологических группировках различных зон. Вымерло и было истреблено на всей территории СССР не менее 10 видов крупных плейстоценовых млекопитающих. Ряд других видов сократил ареал в голоцене. Третьи, необычайно расширив ареал в условиях развития таежного ландшафта, увеличили и численность популяций (лось, бурый медведь, речной бобр).

В неолите началось освоение запасов рыбы и морского зверя человеком.

Основной причиной вымирания зверей мамонтового комплекса и сокращения ареалов ряда видов были все же изменения климата и ландшафтов, в частности режима зимних осадков и заболачивания тундростепей, а не воздействие человека. Истребительное влияние первобытных племен лишь дополняло и усиливало в ряде экологически благоприятных районов воздействие климатических факторов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова З. А. 1962. Палеолитическое искусство на территории СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 6—77.

Бадер О. Н. 1941. Петроглифы каменной могилы. В сб.: Палеолит и неолит Украины, изд. АН УССР, 1, Киев : 297—322.

Бадер О. Н. 1954. Жертвенное место под писаным камнем на р. Вишере. Сов. археол., 21 : 241—258.

Бадер О. Н. 1963. Палеолитические рисунки Каповой пещеры (Шульген-Таш) на Урале. Сов. археол., 1 : 125—134.

Бадер О. Н. 1965. Каповая пещера, палеолитическая живопись. Изд. «Наука», М. : 1—31+10 табл.

Бибикова В. И. 1953. Фауна раннетрипольского поселения Лука-Врублевецкая. Матер. и иссл. по археол. СССР, 38. Изд. АН СССР, М : 411—458.

Бибикова В. И. 1958. Некоторые замечания по фауне из мустьерской пещеры Аман-Кутан, 1. Сов. археол., 3 : 229—233.

Борисковский П. И. 1963. Очерки по палеолиту бассейна Дона. Матер. и иссл. по археол. СССР, 121, Изд. АН СССР, М : 5—219.

Буров Г. М. 1965. Вычегодский край. Изд. «Наука», М. : 1—195.

Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геол. инст. АН СССР, 48 : 1—182.

Васнецов В. М. 1956. Каменный век. Госкультпросветиздат, М. 1—15.

Верещагин Н. К. 1953. Великие «кладбища» животных в долинах рек Русской равнины. Природа, 12 : 60—65.

Верещагин Н. К. 1956. О прежнем распространении некоторых копытных в районе смыкания европейско-казахстанских и центральноазиатских степей. Зоол. журн., 35, 10 : 1541—1553.

Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 9—74.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—703.

Верещагин Н. К. 1961. О типологии захоронений остатков наземных позвоночных в четвертичных отложениях. Матер. Совещ. по изуч. четвертичн. периода, 1 : 377—387.

Верещагин Н. К. 1963. Основные черты формирования териофауны Голарктики в антропогене. Зоол. журн., 42, 11 : 1686—1698.

Верещагин Н. К. 1967. Геологическая история лося. В сб.: Биология и промысел лося, 3, Россельхозиздат, М. : 3—37.

Верещагин Н. К. и Б. Батыров. 1967. Фрагменты истории териофауны Средней Азии. Бюлл. МОИП, 4 : 104—115.

Верещагин Н. К. и Н. О. Бурчак-Абрамович. 1948. Рисунки на скалах юго-восточного Кабристана. Изв. Гос. геогр. общ., 80, 5 : 507—518.

Верещагин Н. К. и А. Д. Колбутов. 1957. Остатки животных на мустьерской стоянке под Сталинградом и стратиграфическое положение палеолитического слоя. Тр. ЗИН АН СССР, 22 : 75—89.

Верещагин Н. К. и И. Е. Кузьмина. 1962. Раскопки в пещерах Северного Урала. Природа, 3 : 76—78.

Верещагин Н. К. и Н. Д. Оводов. 1968. История фауны Приморья. Природа, 9 : 42—49.
Гарутт В. Е. 1965. Ископаемые слоны Сибири. Тр. н.-иссл. инст. геол. Арктики, 143 : 106—130.
Грач А. Д. 1957. Петроглифы Тувы, 1. Сб. Музея антропол. и этногр., 17, Изд. АН СССР, М. : 385—429.
Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). Тр. Инст. геол. наук, 64, геол. сер., 17 : 1—520.
Громова В. И. 1949. Плейстоценовая фауна млекопитающих из грота Тешик-Таш. В кн.: Тешик-Таш. Палеолитический человек. Тр. Инст. антропол. МГУ : 87—99.
Гурина Н. И. 1956. Оленеостровский могильник. Матер. по ист. и археол. СССР, 47 : 1—205.
Гусев А. И. 1956. Мамонтовый горизонт. Матер. по четвертичн. геол. и геоморфол. СССР, нов. сер., 1 : 169—177.
Гуслицер Б. И. и В. И. Канивец. 1965. Пещеры Печорского Урала. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—133.
Давид А. И. 1961. Остатки млекопитающих из раскопок палеолитической стоянки «Старые Друиторы». Изв. Молд. фил. АН СССР, 3 (81) : 53—60.
Ефименко П. П. 1953. Первобытное общество. Гос.-соц. эконом. изд. Киев : 1—636.
Замятнин С. Н. 1960. Некоторые вопросы изучения хозяйства в эпоху палеолита. Тр. Инст. этногр. им. Н. Н. Миклухо-Маклая, нов. сер., 54 : 80—108.
Канивец В. И. 1964. Канинская пещера. Изд. «Наука», М. : 1—134.
Кириков С. В. 1959—1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII—XIX вв.). 1959 — Степная зона и лесостепь : 1—174; 1960 — Лесная зона и лесотундра. Изд. АН СССР, М. : 1—155.
Корниец Н. Л. 1962. Про причини вымирання мамонта и на территории Украіни. Викрпани фауни Украіни суміжних территорій. Изд. АН Укр. ССР, Киев : 93—168.
Линдберг Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—334.
Мариковский П. И. 1953. Способы и объекты охоты по мотивам наскальных рисунков Чулакских гор (Казахская ССР). Зоол. журн., 32, 6 : 1064—1074.
Марковин В. И. 1958. Наскальные изображения в предгорьях северо-восточного Дагестана. Сов. археол., 1 : 147—162
Моуэт Ф. 1963. Люди оленного края. Изд. Иностр. лит., М. : 1—313.
Насимович А. А. 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. Изд. АН СССР, М : 1—402.
Окладников А. П. 1959а. Шишкинские писаницы. Иркутск. книжн. изд., Иркутск : 1—209.
Окладников А. П. 1959б. Следы палеолита в долине р. Лены. Матер. и иссл. по археол. СССР, 39, Палеолит и неолит, II : 227—265.
Паничкина М. З. 1953. Разведки палеолита на Средней Волге. Сов. археол., 18 : 233—264.
Пидопличко М. Г. 1941. Позднепалеолитическая стоянка Новгород-Северский. В сб.: Палеолит и неолит Украины, Изд. АН УССР, Киев, 1 : 65—106.
Пидопличко И. Г. 1953. Амвросиевская палеолитическая стоянка и ее особенности. Кратк. сообщ. Инст. археол. АН УССР, 2 : 63—65.
Пидопличко И. Г. 1954. О ледниковом периоде. Изд. АН УССР, Киев : 1—217.
Пидопличко И. Г. 1959. Новые данные о фауне Мезинской стоянки. Кратк. сообщ. Инст. археол. АН УССР, 8 : 104—108.
Поликарпович К. М. 1968. Палеолит Верхнего Поднепровья. Изд. «Наука и техника», Минск : 1—200.
Равдоникас В. И. 1936—1938. Наскальные изображения Онежского озера и Белого моря. Тр. Инст. антропол., археол. и этногр. АН СССР, 9, археол. сер., 1:1—205; 10, 2, 1938 : 1—168.
Рихтер Г. Д. 1945. Снежный покров, его формирование и свойства. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—120.
Рогачев А. Н. 1955. Костенки IV — поселение древнекаменного века у села Костенки на Дону. Матер. и иссл. по археол. СССР, Изд. АН СССР, М., 45 : 1—163.
Рогачев А. Н. 1957. Многослойные стоянки Костенковско-Борщевского района на Дону и проблема развития культуры в эпоху верхнего палеолита на Русской равнине. Матер. и иссл. по археол. СССР, 59, Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—133.
Рыгдылон Э. Р. 1955. Заметки о наскальных изображениях у деревни Маткечика на Абакане. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 87 : 558—560.
Савватеев Ю. А. 1966. Некоторые вопросы изучения наскальных изображений Карелии. В сб.: Новые памятники истории древней Карелии, изд. «Наука», М.—Л. : 44—96.

Семенов С. А. 1968. Развитие первобытной техники в каменном веке. Изд. «Наука», Л. : 3—359.
Скалон В. Н. 1956. Оленные камни Монголии и проблема происхождения оленеводства. Сов. археол., 25 : 87-105.
Слудский А. А. 1963. Джуты в евразийских степях и пустынях. Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР, 20 : 1—88.
Соколов В. Е. 1964. О прошлых ареалах копытных Казахстана по наскальным изображениям. Бюлл. МОИП, 69, 1 : 113—117.
Формозов А. Н. 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. Изд. МОИП, М. : 1—141.
Формозов А. Н. 1962. Изучение экологии млекопитающих в условиях снежных и морозных зим севера Евразии. Proc. of the Intern. Symposium on Methods of Mammalogical Invest., Praha: 102—111.
Хороших Н. Н. 1955. По пещерам Прибайкалья. Иркутск : 1—71.
Цалкин В. И. 1956. Материалы для истории скотоводства и охоты в древней Руси. Матер. и иссл. по археол. СССР, 51, Изд. АН СССР, М. : 1—183.
Цалкин В. И. 1960. История скотоводства в северном Причерноморье. Матер. и исслед. по археол. СССР, 53, Изд. АН СССР, М. : 1—109.
Цалкин В. И. 1962. К истории животноводства и охоты в Восточной Европе. Матер. и иссл. по археол. СССР, 104, Изд. АН СССР, М. : 1—130.
Чердынцев В. В. 1961. Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 18, Изд. АН СССР, М. : 236—240.
Чердынцев В. В., В. А. Алексеева, Н. В. Кинд, В. С. Флорова, и Л. Д. Сулержицкий. 1966. Данные лаборатории Геологического института АН СССР. В кн.: Верхний плейстоцен. Стратиграфия и абсолютная геохронология: Изд. «Наука», М.—Л. : 226—281.
Черныш А. П. 1959. Поздний палеолит Среднего Приднестровья. Тр. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 15, Изд. АН СССР, М. : 5—213.
Черский И. 1891. Описание коллекций послетретичных млекопитающих животных, собранных новосибирской экспедицией 1885—1886 гг. Приложение к XV тому «Записок Академии наук», I, СПб. : 1—406.
Шовкопляс Г. И. 1965. Мезинская стоянка. Изд. «Наукова Думка», Киев : 1—325.
Kuhn H. 1956. The Rock Pictures of Europe. London : 1—266.
Kurtén B. 1958. Life and death of the pleistocene Cave Bear. Acta Zool. Fennica, 95 : 1—59.
Lindner K. 1937. Die Jagd der Vorzeit. I. Berlin und Leipzig : 1—435.
Martin P. S. and H. E. Wright. (Ed-s). 1967. Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause. Proc. VII Congr. Intern. Assoc. Quatern. Research., 6 : 1—453.
Tasnadi-Kubacska A. 1962. Paläopathologie. Pathologie der vorzeitliche Tiere. G. Fischer Verlag, Jena : 1—269.

N. K. Vereshchagin

HUNTINGS OF PRIMITIVE MAN AND DYING OUT OF THE PLEISTOCENE MAMMALS IN THE USSR

SUMMARY

The arch aeological and palaeontological investigations of the first half of the XX century have shown that Eastern Europe and Northern Asia were populated energetically in the Paleolith by the primitive hunting tribes. The latter existed there on the large beasts of the mammoth fauna.

The remains of more than 73 hunting-game species of beasts were registered in the paleolithic layers and no less than 60-in the neolithic ones. Killing the herd animals with primitive weapons was mass and predatory. The development of the individual hunting of beasts was caused by making heads of darts and spears which could pierce the bodies of the pachydermata.

Up to 10 species of large mammals died out in the epoch transitional from Paleolith to Neolith, about 12 to 10 thousand years ago, within the borders of the U. S. S. R. Some other species which were adapting to the fall of temperature, deep snows and development of the taiga forest zone or those which had proved to be unadapted to these, abruptly changed their ranges and population abundance.

Dying out of the species was caused by the change of landscapes in some regions and by the destructive activities of man in the other ones.

ТАБЛИЦЫ ФОТОГРАФИЙ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ

Таблицы I—VI к статье *В. С. Байгушевой*

ИСКОПАЕМАЯ ТЕРИОФАУНА ЛИВЕНЦОВСКОГО КАРЬЕРА



Таблица I. Остатки птиц, грызунов и хищных. Ливенцовский карьер.

Страус — *Struthio* sp.: *1* — цевка молодой птицы, Л-1035;[1] *2* — бедренная кость, Л-617; *3* — бобр трогонтерий — *Trogontherium cuvieri* Fisch., часть осевого черепа, Л-695; *4* — барсук — *Meles* sp., обломок верхней челюсти с зубами, Л-1327; *5* — гиена — *Crocuta* sp., нижняя челюсть, Л-231; *6* — махайрод — *Machairodus* sp., обломок клыка, Л-78; *7* — рысь — *Felis* (*Lynx*) sp., клык, Л-169.

[1] Здесь и далее в рисунках коллекционные номера музея г. Ростова-на-Дону.

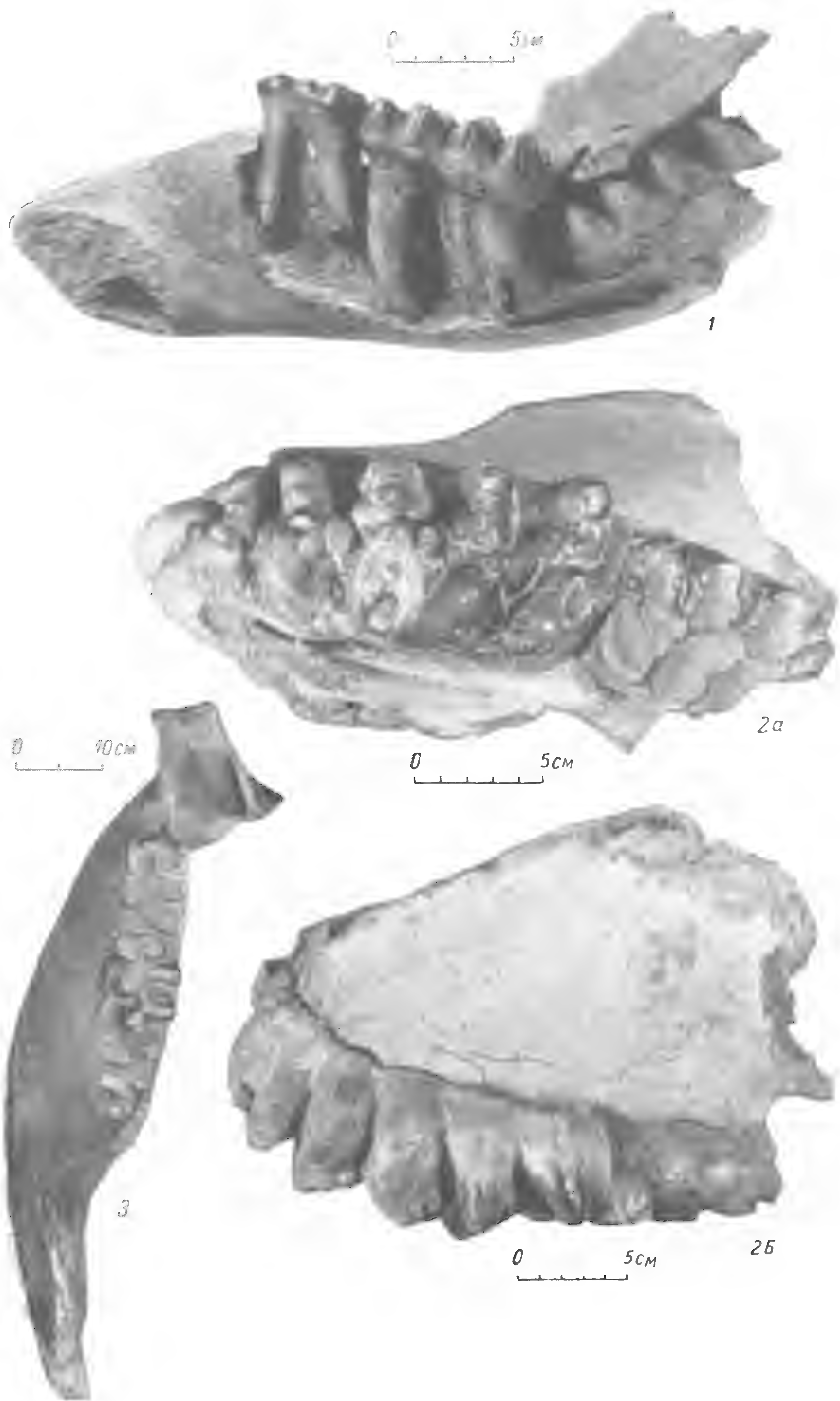


Таблица II. Челюсти и зубы мастодонта Алексеевой — *Anancus alexeevae* sp. nov. Ливенцовский карьер.

1 — нижняя челюсть с dp_3, dp_4, M_1, Л-755; *2* — обломок верхней челюсти с M^2 и M^3, голотип, Л-103: *а* — вид жевательной поверхности, *б* — вид сбоку; *3* — нижняя челюсть с M_2 и M^3, Л-120.

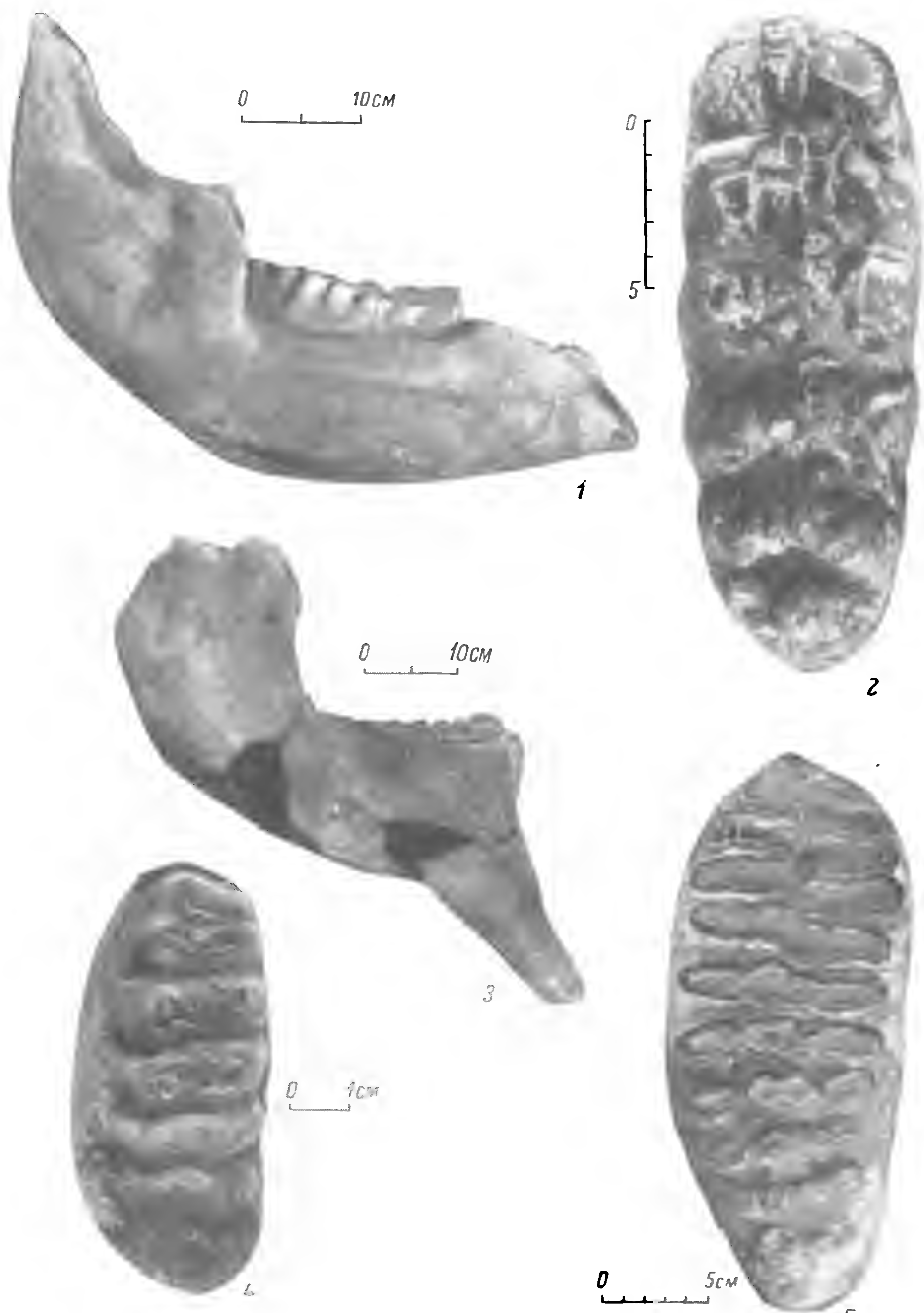


Таблица III. Челюсти и зубы хоботных. Ливенцовский карьер.

Мастодонт Алексеевой — *Anacnus alexeevae* sp. nov.: *1* — нижняя челюсть с M_3, Л-554; *2* — зуб M^3, Л-104. Слон Громова — *Archidiscodon gromovi* Carutt et Alexeeva; *3* — нижняя челюсть с M_2 и M_3, Л-767; *4* — зуб dp_3, Л-53; *5* — зуб M^3, Л-928.

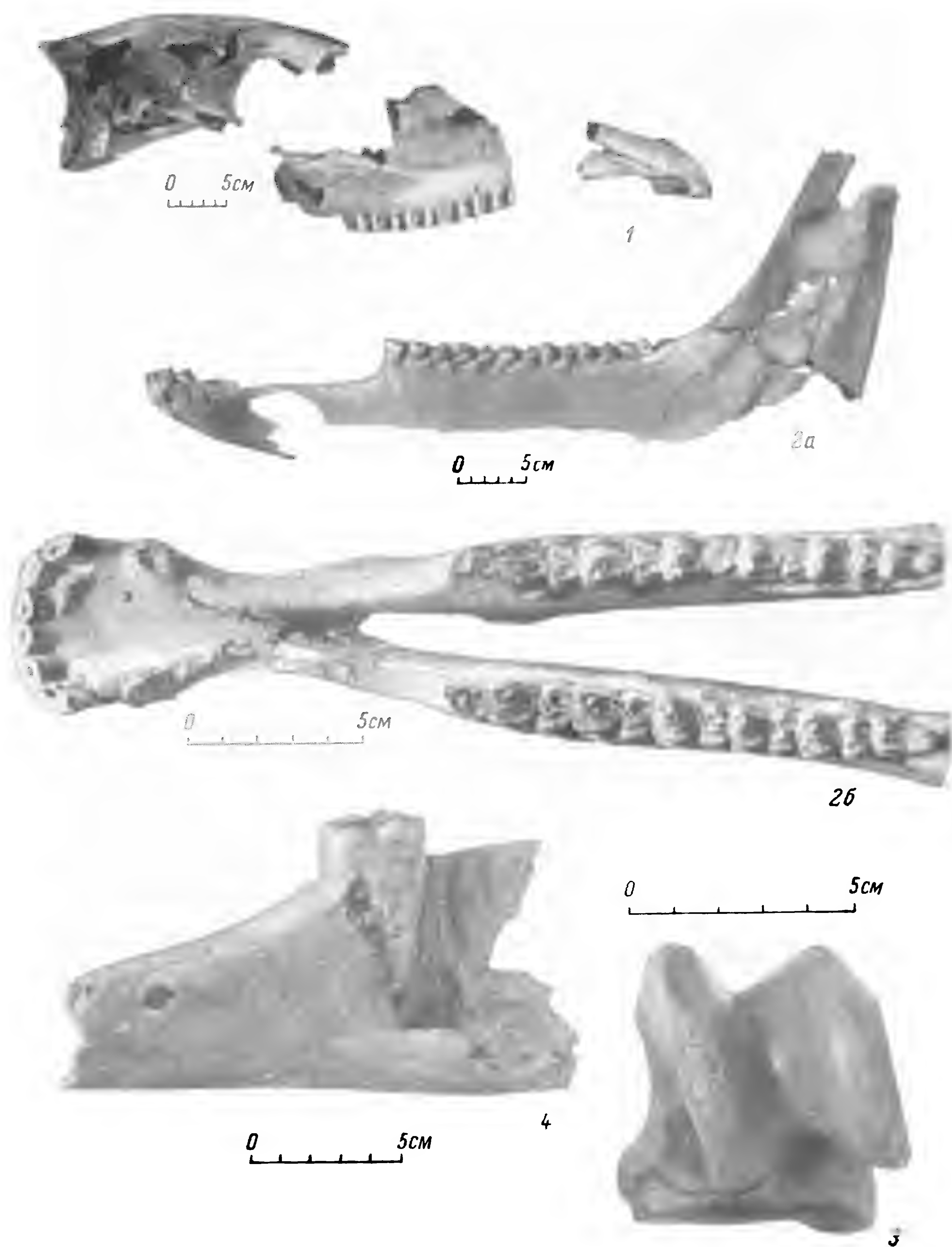


Таблица IV. Остатки лошадей. Ливенцовский карьер.

Ливенцовская лошадь — *Equus* cf. *bressanus* Viret.: *1* — череп, Л-4; *2* — нижняя челюсть, Л-229: *а* — вид сбоку, *б* — вид сверху; *3* — надпяточная кость, Л-536. Лошадь, сходная со стеноновой — *E.* cf. *stenonis* Cocchi: *4* — обломок левой ветви нижней челюсти с P_2, Л-1233.



Таблица V. Кости и зубы носорогов. Ливенцовский и Хапровский карьеры.

Носорог, сходный с этрусским, — *Dicerorhinus* cf. *etruscus* Falc.: *1* — зубы P^2 и P^3 в челюсти, Хап-1024; *2* — левая ветвь нижней челюсти, Л-5; *3* — третья пястная кость, Л-321; *4* — надпяточная кость, Л-1108. Эласмотерий — *Elasmotherium caucasicum* Borissiak: *5* — поперечный распил зуба M^2, Л-1439; *6* — лучевая кость, Л-614.



Таблица VI. Остатки парнокопытных. Ливенцовский карьер.

Мелкий верблюд — *Paracamelus alutensis* (Stefanescu): *1* — правая ветвь нижней челюсти, Л-94; *2* — третья пястная кость, Л-290. Гигантский верблюд — *Paracamelus gigas* Schlosser: *3* — большая берцовая кость, Л-205. Сложнорогий олень — *Eucladoceros dicranios* Nesti: *4* — опавший рог, Л-531; *5* — обломок черепа с рогами, Л-1600. Газель — *Gazella* sp.: *6* — обломок нижней челюсти с M_1—M_3, Л-1234.

Таблицы I—III к статье *Н. К. Верещагина* и *А. И. Давида*
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЭПОХИ ОТЛОЖЕНИЙ ТИРАСПОЛЬСКОГО ГРАВИЯ



Таблица I. Остатки хищных, слонов и непарнопалых из тираспольского гравия. (АН Молдавской ССР).

Медведь Денингера: *1—3* — челюсти молодых и взрослых особей, *4* — левая бедренная; *5* — левая бедренная пещерного льва; *6* — нижняя челюсть трогонтериевого слона (стадии смены M_3, стирания M_4, прорезки и начала стирания M_5); *7* — плюсневая мосбахской лошади.



Таблица II. Черепа носорогов из тираспольского гравия. (АН Молдавской ССР).

1—3 — череп этрусского носорога; *4* — нижняя челюсть носорога Мерка.

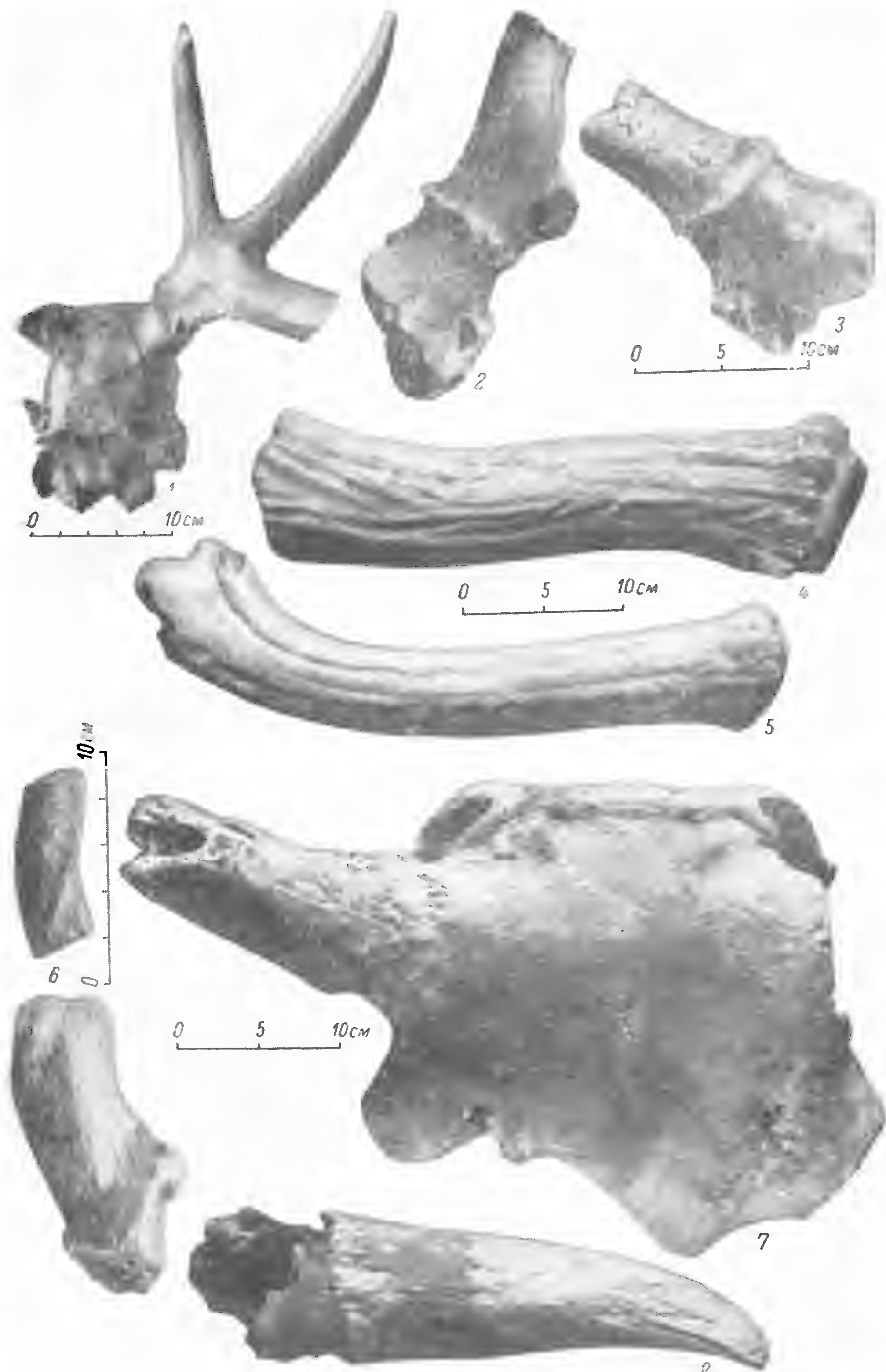


Таблица III. Остатки парнокопытных из тираспольского гравия. (АН Молдавской ССР).

Фрагмент черепа и рога: *1* — благородный олень, *2* — оленелось, *3* — оленелось, близкий к таманскому, *7* — бизон Шётензака; *4*, *5* — штанги рогов широколобового лося; *6* — обломки стержня рога понтической антилопы; *8* — стержень рога бизона Шётензака.

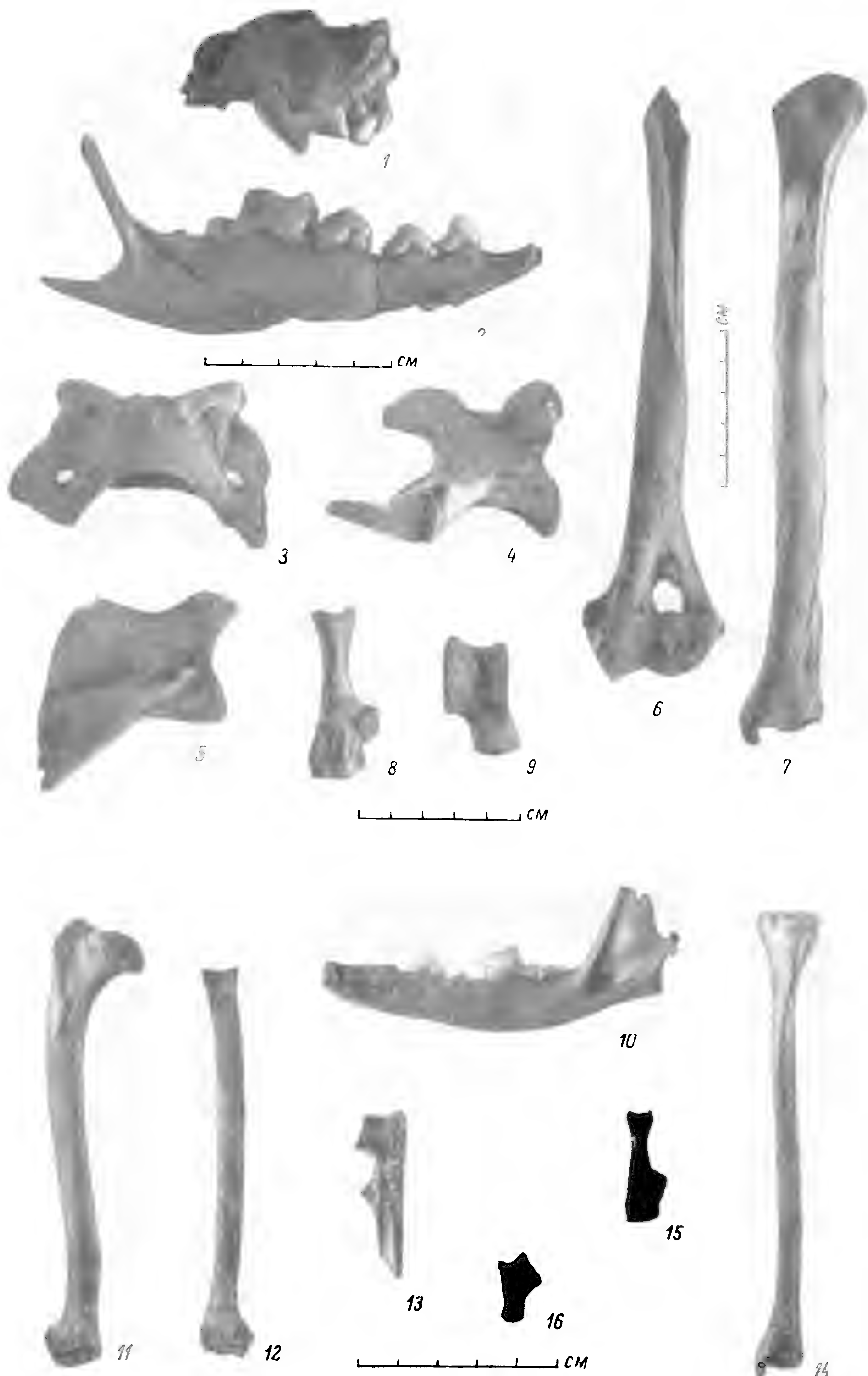


Таблица I. Остатки хищных из Медвежьей пещеры, поздний плейстоцен.

Волк — *Canis lupus*: *1* — обломок верхней челюсти, *2* — нижняя челюсть, *3* — первый и *4* — второй позвонок, *5* — лопатка, *6* — плечевая, *7* — большая берцовая, *8* — пяточная, *9* — таранная кость. Песец — *Alopex lagopus*: *10* — нижняя челюсть, *11* — плечевая, *12* — лучевая, *13* — локтевая, *14* — большая берцовая, *15* — пяточная, *16* — таранная кость.



Таблица I (*продолжение*).

Пещерный медведь — *Ursus spelaeus*: *17* — второй верхний коренной, *18* — клык, *19* — пястная, *20* — пяточная, *21* — таранная, *22* — плечевая, *23* — лучевая кость.



Таблица II. Остатки светлого хоря — *Mustela eversmanni* из Медвежьей пещеры, поздний плейстоцен.

1—3 — череп, *4* — нижняя челюсть, *5* — плечевая, *6* — лучевая, *7* — локтевая, *8* — тазовая, *9* — большая берцовая кость.

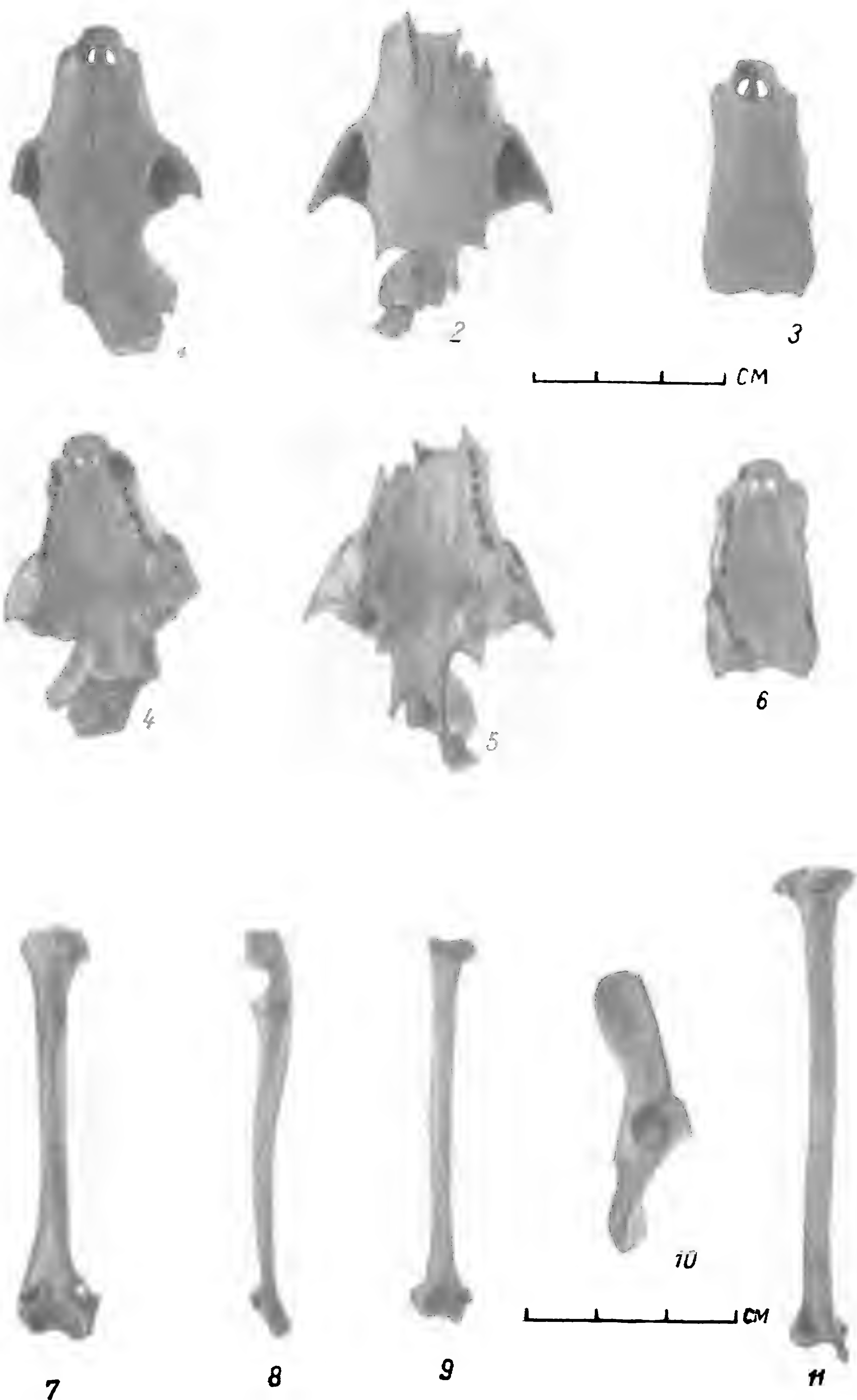


Таблица III. Остатки соболя — *Martes zibellina* из Медвежьей пещеры, поздний плейстоцен.

1—3 — черепа сверху и *4—6* снизу, *7* — плечевая, *8* — локтевая, *9* — лучевая, *10* — тазовая, *11* — большая берцовая кость.



Таблица IV. Остатки копытных, хищных и грызунов из Медвежьей и Канинской пещер, поздний плейстоцен.

Северный олень — *Rangifer tarandus*: *1* — обломок черепа, *2* — рог, *3* — нижняя челюсть, *4* — пястная, *5* — лучевая, *6* — плюсневая, *7* — большая берцовая кость.



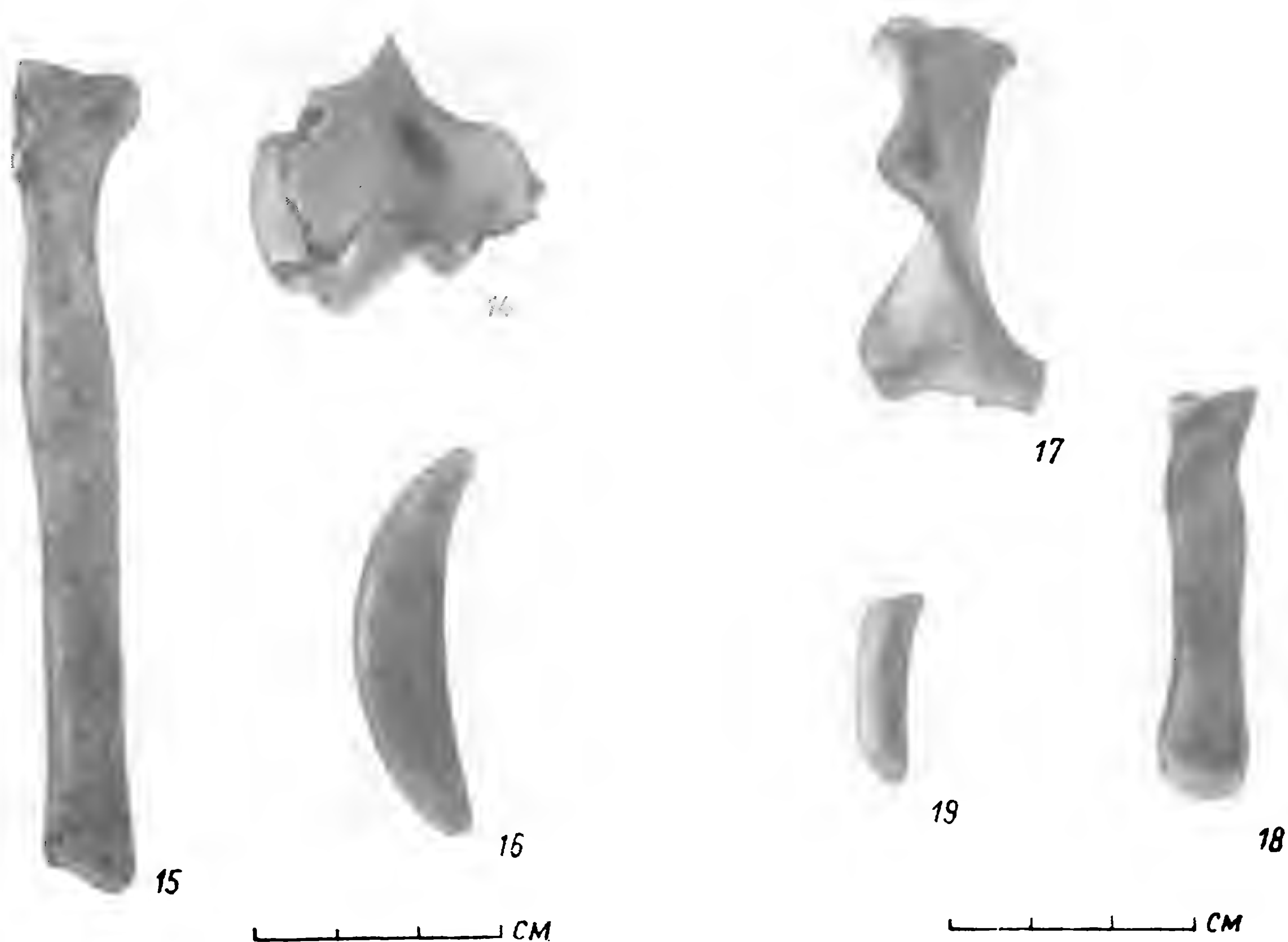


Таблица IV (*продолжение*).

Сайга — *Saiga tatarica*: *8* — обломок верхней челюсти, *9* — плечевая, *10* — пястная, *11* — большая берцовая, *12* — фаланга, *13* — таранная кость. Росомаха — *Gulo gulo*: *14* — обломок верхней челюсти, *15* — лучевая, *16* — клык. Бобр — *Castor fiber*: *17* — плечевая, *18* — метаподия, *19* — коренной зуб.



Таблица V. Остатки хищных из Канинской и Уньинской пещер, поздний голоцен.

Росомаха — *Gulo gulo*: *1*, *2* — череп, *3* — нижняя челюсть, *4* — половая кость. Бурый медведь — *Ursus arctos*: *5* — череп сверху, *6* — нижняя челюсть.















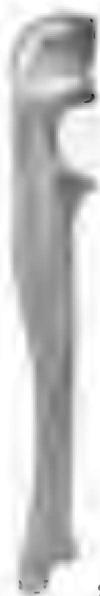








Таблица V (*продолжение*).

Выдра — *Lutra lutra*: *7*, *8* — череп, *9* — нижняя челюсть, *10* — лопатка, *11* — плечевая, *12* — локтевая, *13* — лучевая, *14* — тазовая, *15* — бедренная кость.

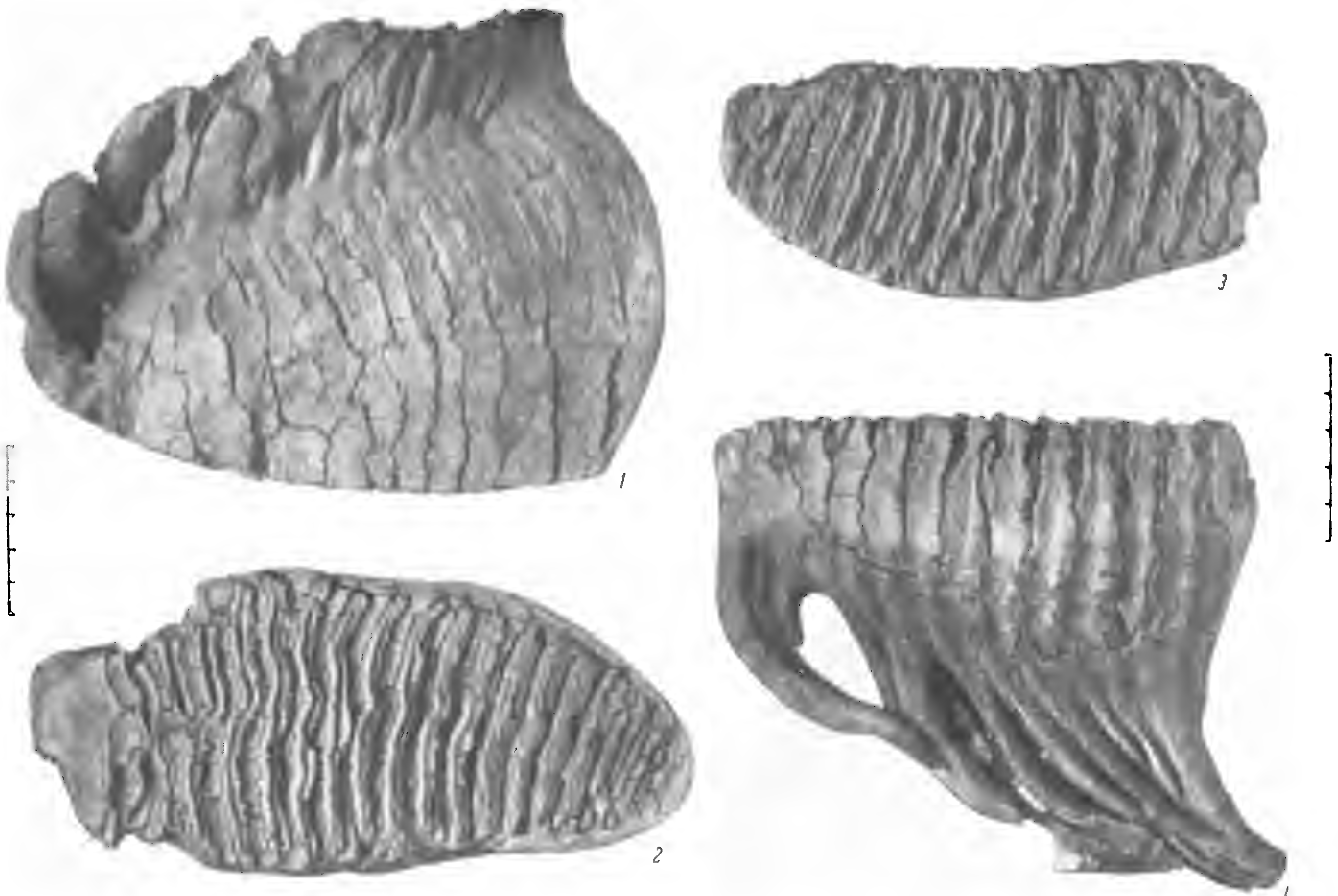


Таблица VI. Остатки современных и плейстоценовых зайцев, Северный Урал.

Беляк — *Lepus timidus*, современность: *1*, *2* — череп, *3* — нижняя челюсть, *4* — лопатка, *5* — лучевая, *6* — плечевая, *7* — бедренная, *8* — большая берцовая, *9* — пяточная кость. Донской заяц — *L. tanaiticus*, плейстоцен: *10* — нижняя челюсть, *11* — лопатка, *12* — большая берцовая, *13* — плечевая, *14* — лучевая, *15* — пяточная, *16* — таранная кость.



Таблица VII. Остатки бобров — *Castor fiber*, Северный Урал, поздний голоцен.
1 — череп сверху, *2* — нижняя челюсть, *3* — лопатка, *4* — плечевая, *5* — локтевая, *6* — тазовая, *7* — бедренная, *8* — большая берцовая, *9* — пяточная, *10* — таранная кость.



Т а б л и ц а VIII. Остатки мамонта — *Mammuthus primigenius*, стоянка Бызовая, поздний плейстоцен.

1 — верхний коренной сбоку, 2 — жевательная поверхность верхнего и 3 — нижнего коренного, 4 — нижний коренной сбоку.





6



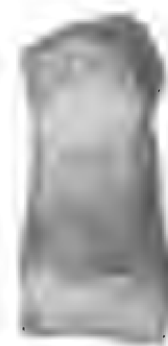


8



9





11

Таблица VIII (*продолжение*).

5 — лопатка, *6* — плечевая, *7* — локтевая, *8* — большая берцовая, *9* — шейный позвонок, *10* — пяточная, *11* — пястная кость.



Таблица IX. Остатки непарнокопытных, Северный Урал, поздний плейстоцен.

Шерстистый носорог — *Coelodonta antiquitatis*: *1* — нижняя челюсть, *2* — локтевая, *3* — лучевая, *4* — III пястная, *5* — таранная кость.

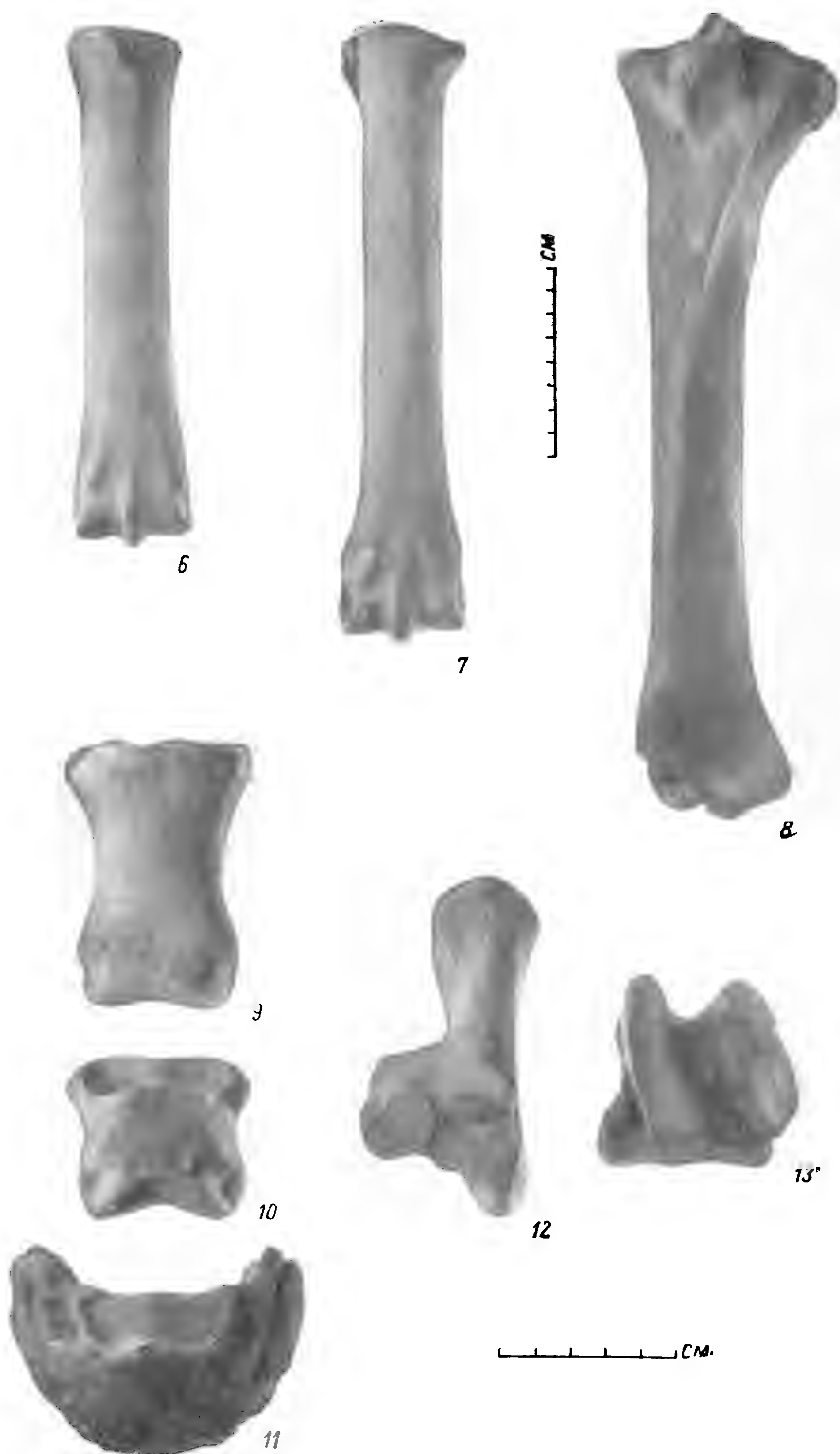


Таблица IX (*продолжение*).

Лошадь — *Equus caballus* subsp. foss.: *6* — пястная, *7* — плюсневая, *8* — берцовая, *9* — I фаланга, *10* — II фаланга, *11* — III фаланга, *12* — пяточная, *13* — таранная кость.



Таблица X. Остатки полорогих из Медвежьей пещеры, поздний плейстоцен.

Овцебык — *Ovibos moschatus*: *1* — обломок черепа, *2* — нижний коренной зуб, *3* — пястная, *4* — лучевая, *5* — берцовая, *6* — бедренная, *7* — плюсневая, *8* — I фаланга, *9* — II фаланга, *10* — таранная кость.

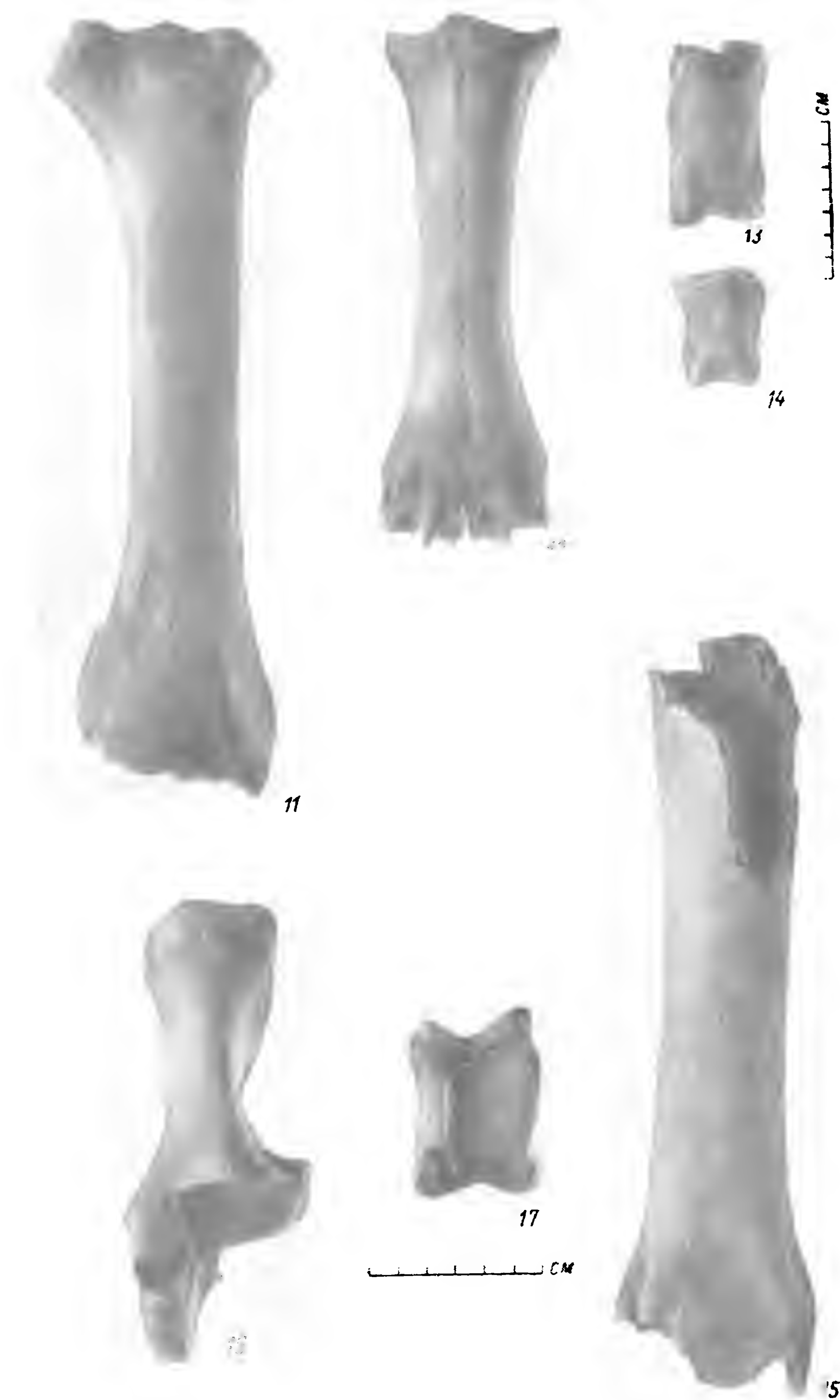


Таблица X (*продолжение*).

Бизон — *Bison priscus*: *11* — лучевая, *12* — пястная, *13* — I фаланга, *14* — II фаланга, *15* — берцовая, *16* — пяточная, *17* — таранная кость.

Таблицы I—XIV к статье *Н. К. Верещагина*

ПЕЩЕРНЫЙ ЛЕВ И ЕГО ИСТОРИЯ В ГОЛАРКТИКЕ И В ПРЕДЕЛАХ СССР

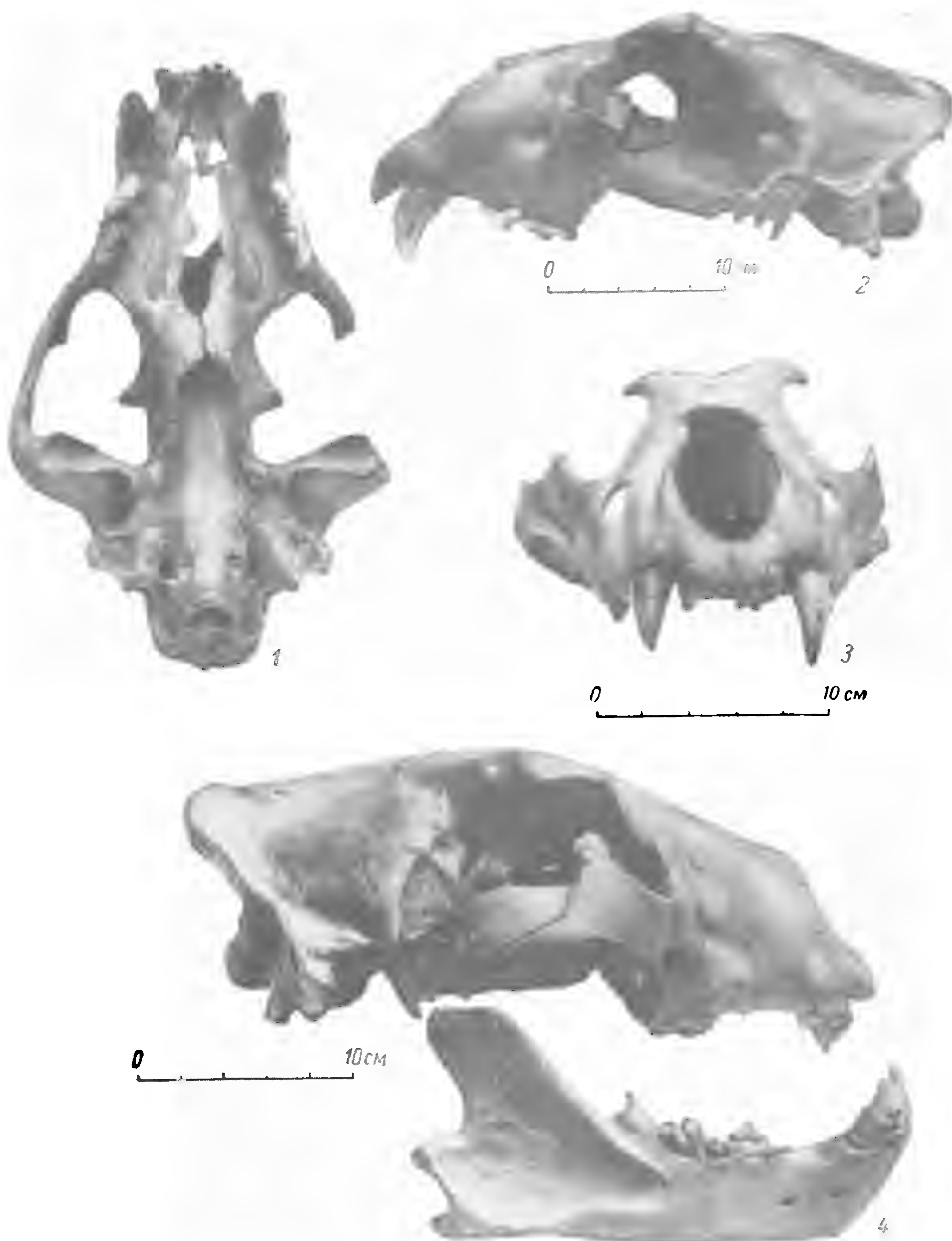


Таблица I. Черепа пещерных львов Евразии.

1—3 — осевой череп самца, аллювий р. Десны, № А-34, музей Чернигова; ***4*** — полный череп самца, Южный Урал, р. Иса, № 1417, Музей Всесоюзн. геол. инст.



Таблица II. Осевой череп пещерной львицы (?), стоянка Костенки XIII, № 29396 ЗИН.



Таблица III. Фрагменты осевых черепов пещерных львов.

Мозговая коробка: *1* — самка (?), Северный Урал, Медвежья пещера, № 15572 ЗИН, *2*, *4* — самцы (?), о. Б. Ляховский, № 15572 ЗИН и Волга, Лучка, № 4219 ЗИН; *3* — верхняя челюсть и *5* — основание мозгового черепа самок (?), стоянка Костенки IV, № 14413 ЗИН.



Таблица IV. Осевой череп полувзрослого пещерного льва,- Кавказ, асфальты Бинагадов, № 25, Ест.-ист. музей Баку.







Таблица V. Осевой череп старого самца (?) пещерного льва, Южный Урал, р. Иса., музей Свердловска.







Т а б л и ц а VI. Осевой череп пещерной львицы (?), р. Мохохо, приток Оленёка. № 29398 ЗИН.

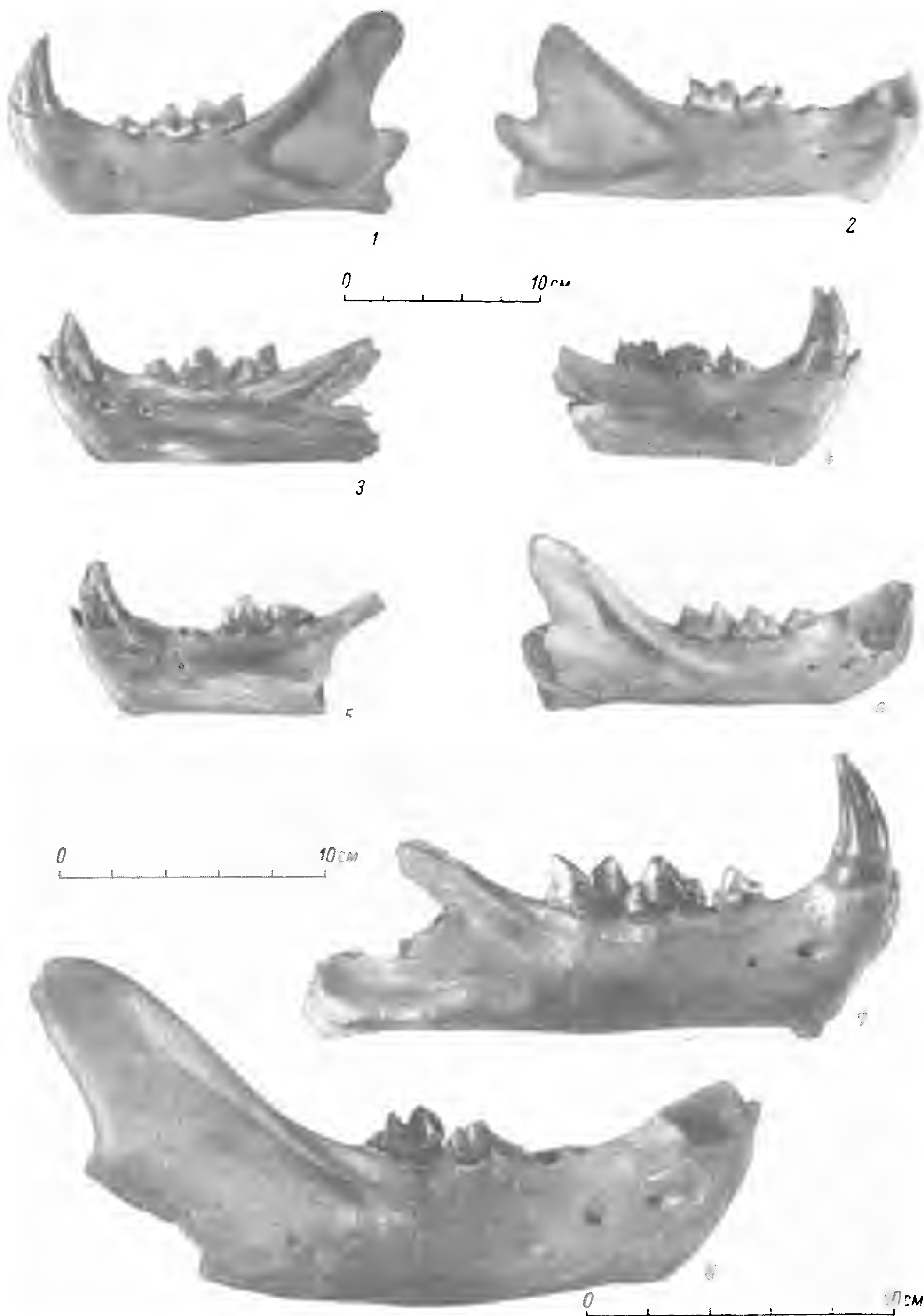


Таблица VII. Нижние челюсти крупных кошек.

Пещерный лев: *1* — Кавказ, Бинагады, № 24409 ЗИН; *2* — Якутия, р. Березовка в басс. Колымы, № 29405 ЗИН; *3—5* — р. Обь, Красный Яр, №№ 2995, 2964, 2973 Томский унив.; *7* — окрестности Тулы, № 792-1 ПИН; *8* — Волга, Черный Яр, № 845-16 ПИН; *6* — амурский тигр, неолитический слой пещеры долины р. Сучана, № 1967 ЗИН.



Таблица VIII. Позвонки и кости передней конечности пещерных львов.

Кавказ, Бинагады: *1*, *2* — атланты, *3* — поясничный позвонок, *4*, *5* — крестцы, *6* — фрагмент правой лопатки, № 24409 (11—19) ЗИН, *7* — правая плечевая, № 29082 ЗИН; плечевые: *8* — правая, Северный Урал, Медвежья пещера, № 29397 (5) ЗИН; *9*, *10* — левые, р. Обь, Красный Яр, №№ 51, 2970 Томский унив.



Таблица IX. Кости передней конечности пещерных львов.

Плечевые: *1* — левая, Галич, Россолово, № 13886 ЗИН; *2* — левая и *3* — правая, Кама, 49 км, № 26115 (1—2) ЗИН; *4* — правая, Волга, № 113-179 ПИН; *5* — лучевые левые: Воронежская обл., Костенки IV, № 20653(2) ЗИН, *6* — Костенки VIII, № 25450(2) ЗИН; локтевые правые: *7* — Северный Урал, Медвежья пещера, № 29397 (3) ЗИН, *8* — гигантский экземпляр, р. Обь, Красный Яр, № 1212 Томский унив., *9* — р. Алдан, № 29401 (2) ЗИН, *10* — Забайкалье, Кяхта, № 20098 ЗИН, *11* — Тобольская обл., № 8763 ЗИН.



Таблица X. Кости задней конечности пещерных львов.

Тазовые: *1* — левая, р. Вилюй, № 29452 ЗИН, *2* — правая, Северный Урал, Медвежья пещера, № 29397 ЗИН; бедренные: *3* — левая и *4* — правая, р. Волга, Тунгус, №№ 113-180, 113—215 ПИН; большие берцовые левые: *5* — Якутия, р. Адыча, № 29399(2) ЗИН, *6* — р. Лена, № 29421 ЗИН, *7* — Кавказ, Бинагады, № 29082 ЗИН и *8* — правая, Тирасполь, № 29417 ЗИН; *9—11* — пяточные, Молдавия, Друиторы, №№ 741, 742, 351 АН Молдавской ССР; таранные: *12* — Друиторы, № 743, *13* — Костенки IV, № 20653 ЗИН, *14* — р. Обь, Красный Яр, № 1851 Томский унив., *15* — Бинагады, № 29074 ЗИН; *16* — кубовидная, р. Урал, № 24214 ЗИН.

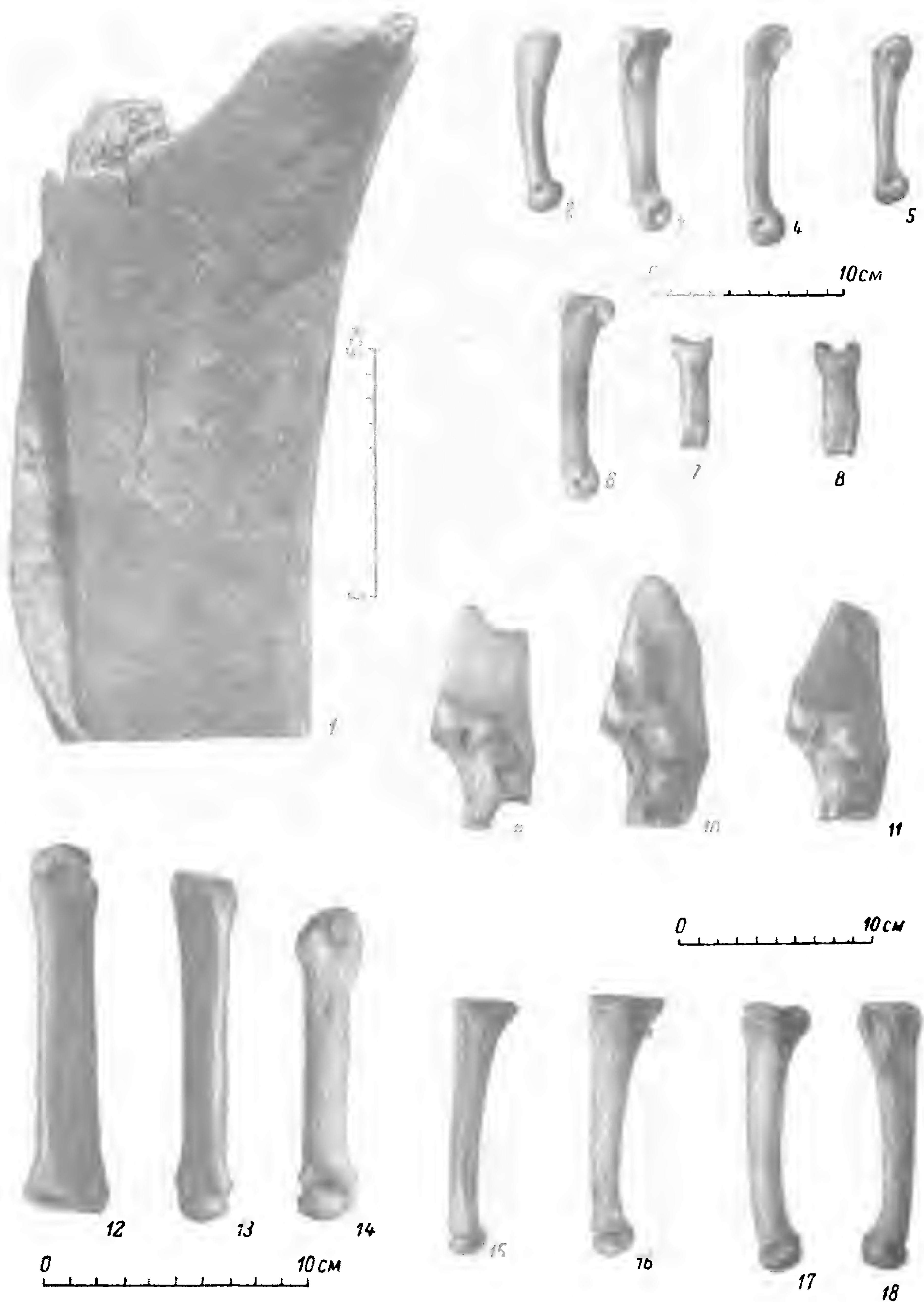


Таблица XI. Кости передней и задней конечностей пещерных львов.

1 — поверхность правой плечевой кости со следами резки кремневым орудием, р. Обь, Красный Яр, № 51 Томский унив.; *2—6* — серия метакарпальных костей; первые фаланги: *7* — Кавказ, Бинагады, №№ 24409, 29074 ЗИН, *8* — Костёнки IV, № 3754 ЗИН; пяточные: *9* — Волга, Тунгус, № 113—215 ПИН, *10* — р. Обь, Красный Яр, № 3346 Томский унив., *11* — Волга, Красновидово, № 26115(3) ЗИН; третьи метатарзальные: *12* — Волга, № 15691 ЗИН, *13* — Волга, Девичья Горка, № 113-182 ПИН; *14* — четвертая метатарзальная, Ачинск, № 17289 ЗИН; метатарзальные: *15* — Волга, № 113-182 ПИН, *16* — р. Урал, № 29214 ЗИН, *17*, *18* — Кавказ, Кударо, № 29420 (3, 4) ЗИН.







Таблица XII. Черепа пещерных львов Северной Америки, Калифорния, асфальты Ранчо Ля Бреа (по: Ch. Stock, 1929).

1 — гигантский экземпляр *Panthera* (*Leo*) *bebbi* Merriam; *2*, *3* — осевой череп со следами разрушения поверхности кости на воздухе.



Таблица XIII. Осевой череп пещерного льва из асфальтов Ранчо Ля Бреа в различных проекциях, № 2900-9 музей Лос-Анджелеса (по: Merriam a. Stock, 1932).



Таблица XIV. Нижние челюсти и изолированные клыки пещерных львов из асфальтов Ранчо Ля Брea, № 2901 (6, 5, 21, 3, 22) музей Лос-Анджелеса (по: Merriam a. Stock, 1932).

РЕФЕРАТЫ

УДК 569.6 (477.64)

Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера. (Северо-восточное Приазовье). В. С. Байгушева. В сб.:Материалы по фаунам антропогена СССР, Тр. ЗИН АН СССР, т. 49, 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 5—29.

В раннеантропогеновых отложениях северо-восточного Приазовья обильны остатки костей животных хапровского фаунистического комплекса. В Ливенцовском песчано-гравийном карьере найдено более 1000 костных остатков. Ископаемые кости залегают здесь в русловой фации речного аллювия. Установлена синхронность существования и гибели зверей с эпохой отложения хапровских песков. Дан список из 65 форм хапровского териокомплекса по материалам из Ливенцовского карьера и описания остатков представителей остатков хищных, хоботных, непарнопалых и парнопалых. Пески и фаунистические остатки Ливенцовского карьера, как и других смежных местонахождений северного Приазовья, сопоставляются с верхнелевантинскими отложениями высоких террас южной Молдавии, юго-западной Украины, I горизонтом станицы Саратовской на Псекупсе и датируются позднеплиоценовой эпохой, соответствуя акчагылу по каспийской стратиграфии. Анализ палеоэкологии хапровской фауны дает представление о ландшафте древнего Приазовья как о степной равнине, прорезанной речными долинами меридианного направления с пойменными лесами, лугами и болотами. Климат был, очевидно, умеренно-теплый, с жарким летом и почти бесснежными зимами. Илл. — 8, табл. — 1, библ. — 43 назв.

УДК 569.6 (478.9-12)

Млекопитающие эпохи отложений Тираспольского гравия. Н. К. Верещагин и А. И. Давид. В сб.: Материалы по фаунам антропогена СССР, Тр. ЗИН АН СССР, т. 49, 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 30—43.

Аллювиальная толща пятой террасы левобережья р. Днестра близ Тирасполя датируется ранним плейстоценом. Из ее гравийных и песчаных прослоек в настоящее время известны остатки 29—30 видов крупных и мелких млекопитающих. Индикаторными видами тираспольского гравия являются: трогонтериевый слон *Mammuthus trogontherii* Pohlig, широколобый лось *Alces latifrons* Johnson, бизон Шетензака *Bison schoetensacki* Freudenberg. Предполагается, что гибель и захоронение остатков зверей происходили в приустьевых участках пра-Днестра во время внезапных нагонных ветров с моря. В стратиграфическом смысле тираспольская толща сопоставляется в Западной Европе с песками Мосбаха и Зюссенборна, а в Восточной Сибири, Забайкалье — с Тологойским местонахождением. Илл. — 7, табл. — 2, библ. — 29 назв.

УДК 569.6 (470.13)

Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене. И. Е. Кузьмина. Материалы по фаунам антропогена СССР, Тр. ЗИН АН СССР, т. 49, 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 44—122.

Материалом для работы послужило более 32 тыс. костных фрагментов 39 видов млекопитающих, собранных в пещерных палеолитических и послепалеолитических стоянках Северного Урала, бассейна Печоры. Установлено, что в позднем плейстоцене на Северном Урале существовал «мамонтовый» комплекс зверей, характерный для открытого лесостепного и лесотундрового ландшафта. В голоцене он сменился таежным териокомплексом. Причинами этой смены автор считает потепление климата, увеличение зимних осадков и распространение закрытых лесных ландшафтов в голоцене на месте лесостепных и лесотундровых позднего плейстоцена. Установлено, что смена климата и ландшафтов привела к увеличению численности популяций таежных видов и уменьшению численности степных и тундровых видов. Она сопровождалась также адаптивными морфологическими изменениями. Илл. — 26, табл. — 43, библ. — 106 назв.

УДК 569.742.7 (98)

Пещерный лев и его история в Голарктике и в пределах СССР. Н. К. Верещагин. В сб.: Материалы по фаунам антропогена СССР, Тр. ЗИН АН ССС ', т. 49, 1971. Изд-во Наука», Ленингр. отд., Л. 123—199.

На основе изучения многочисленных находок скелетных остатков крупных четвертичных кошек в пределах Евразии и Северной Америки утверждается, что пещерный лев был таким же самостоятельным видом териофауны четвертичного периода, как мамонт, волосатый носорог, пещерная гиена. Морфологически и экологически пещерный лев был ближе ко льву, чем к тигру. Черты строения скелета ягуара прослеживаются лишь у более древних, позднеплиоценовых кошек. Родиной пещерного льва были средние широты Евразии. В Северную Америку он проник через Берингию в позднем плейстоцене. Различаются условно два вида: европейский пещер-

ный лев — *Panthera (Leo) spelaea* Gold. и более крупный американский — *Panthera* (*Leo*) *atrox* Leidy. Илл. — 56, табл. — 17, библ. — 112 назв.

УДК 569.6 639.1 569.96

Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР. Н. К. Верещагин. В сб.: Материалы по фаунам антропогена СССР, Тр. ЗИН АН СССР, т. 49, 1971. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 200—232.

Археологические и палеонтологические исследования первой половины XX в. показали, что Восточная Европа и Северная Азия энергично заселялась в палеолите первобытными охотничьими племенами. Основой существования последних были здесь крупные звери мамонтовой фауны. Зарегистрированы остатки более 73 охотничье-промысловых видов зверей в палеолитических слоях и не менее 60 — в неолитических. Добывание стадных животных при примитивном оружии было массовым и хищническим. Развитие индивидуального промысла зверя было обусловлено созданием наконечников дротиков и копий, способных пробивать тела толстокожих. В эпоху, переходную от палеолита к неолиту, около 12—10 тысяч лет тому назад, в пределах СССР вымерло до 10 видов крупных млекопитающих. Ряд других видов, адаптируясь к похолоданиям, глубоким снегам и развитию зоны таежных лесов или оказавшись неприспособленными к ним, резко изменили ареалы и численность популяций. Вымирание видов было вызвано сменой ландшафтов в одних районах и истребительной деятельностью человека — в других. Илл. — 18, табл. — 2, библ. — 72 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие . 3

В. С. Байгушева. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) . . 5

Н. К. Верещагин и А. И. Давид. Млекопитающие эпохи отложений Тираспольского гравия 30

И. Е. Кузьмина. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене 44

Н. К. Верещагин. Пещерный лев и его история в Голарктике и в пределах СССР . 123

Н. К. Верещагин. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР 200

Таблицы фотографий костных остатков 233

Рефераты 273

МАТЕРИАЛЫ
ПО ФАУНАМ АНТРОПОГЕНА
СССР

Труды Зоологического института АН СССР
Том 49

Утверждено к печати
Зоологическим институтом
Академии наук СССР

Редакторы издательства *И. И. Фридлянская* и *Н. А. Вельятэго*
Художник *В. В. Грибакин*
Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская*, *А. И. Кац* и *Г. И. Яковлева*

Сдано в набор 30/IX 1970 г. Подписано к печати
3/IX 1971 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Печ. л.
$14^3/_1 + 2^1/_2$ п. л. вкл. = 24.15 усл. печ. Уч.-изд. л. 24.23.
Изд. № 4248. Тип. зак. № 1246. М-27516. Тираж 1150.
Бумага № 2. *Цена 2 р. 40 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12